

Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung, Gatersleben, der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin

ÜBER RÜCKMUTATIONEN UND SUPPRESSORMUTATIONEN BEI *PROTEUS MIRABILIS*

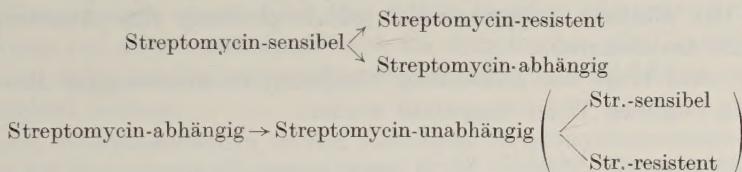
Von

HELMUT BÖHME

(Eingegangen am 23. Mai 1961)

Kürzlich wurde über Mutationsversuche an *Proteus mirabilis* berichtet (BÖHME 1961), in denen Streptomycin-abhängige Mutanten und ihre Reversion zur Streptomycin-Unabhängigkeit als Testsystem verwendet wurden. In der genannten Arbeit wurde die spontane Mutabilität, die Induktion von Mutationen durch Manganchlorid und die Abhängigkeit der mutagenen Wirkung von $MnCl_2$ vom Entwicklungszustand der Bakterienkultur sowie von gewissen Vorbehandlungen untersucht. Über die genetische Natur des Mutationsschrittes von Streptomycin-Abhängigkeit zu -Unabhängigkeit wurde jedoch noch nichts ausgesagt.

Die Beziehungen zwischen den Phänotypen der von uns untersuchten Mutationsschritte sind in nachfolgendem Schema zusammengestellt.



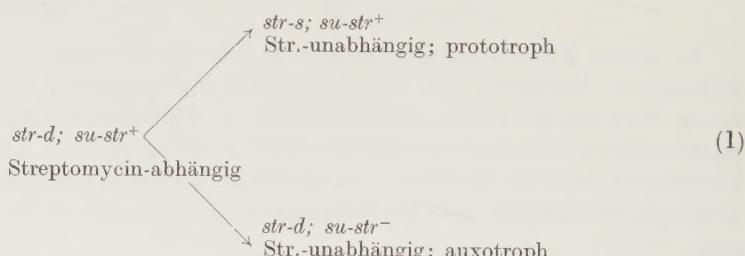
In diesem Zusammenhang interessiert nur die Reversion der Streptomycin-abhängigen Mutanten zur Streptomycin-Unabhängigkeit. Zur Verwendung dieses Mutationsschrittes als Testsystem in Mutationsuntersuchungen ist es erforderlich zu wissen, ob es sich hier um eine Rückmutation am gleichen Locus handelt, an dem die Mutation von Streptomycin-Sensibilität zu Streptomycin-Abhängigkeit erfolgte, oder ob Suppressormutationen an der Reversion beteiligt sind.

Folgende Versuchsergebnisse sprechen dafür, daß die aus den Streptomycin-abhängigen Mutanten entstehenden Streptomycin-unabhängigen Phänotypen nicht oder nur zu einem Teil durch Rückmutationen verursacht werden. 1. Der Wildtyp-Stamm, aus dem unsere Streptomycin-abhängigen Mutanten isoliert wurden, ist prototroph, d. h. er ist zum Wachstum auf Minimalmedium fähig. Von den Streptomycin-unabhängigen Revertanten ist nur ein Teil prototroph; dieser Anteil beträgt bei spontanen Revertanten des Stammes *str-d-3* etwa 20 bis 30%; der verbleibende Teil der Revertanten ist auxotroph, wobei eine Prüfung der Nährstoffbedürfnisse ergab, daß etwa 70% dieser auxotrophen Revertanten die Aminosäuren Isoleucin und Valin benötigen (BÖHME 1961). Dieser Tatbestand zeigt, daß ein großer Teil der Streptomycin-unabhängigen Revertanten nicht mit dem Wildtyp identisch ist, ihre Entstehung also nicht durch eine Rückmutation

erklärt werden kann. 2. Die Häufigkeit der Reversionen von Streptomycin-Abhängigkeit zu -Unabhängigkeit kann durch mutagene Behandlung erhöht werden. Auch unter den induzierten Revertanten treten prototrophe und auxotrophe Klone auf. Der relative Anteil der beiden Typen ist jedoch bei den induzierten Revertanten im Vergleich zu den spontanen Revertanten wesentlich verändert. Bei durch $MnCl_2$ -induzierten Revertanten beträgt der Anteil prototroper Kolonien z. B. etwa 70% und nur 30% der Revertanten sind auxotroph. Etwa das gleiche Verhältnis findet sich auch bei Revertanten, die durch andere chemische Mutagene induziert wurden (BÖHME, unveröffentlicht). Dieser Unterschied im relativen Anteil der beiden Typen zwischen spontanen und induzierten Revertanten weist ebenfalls auf die Existenz von zwei verschiedenen Loci hin, die beide den Phänotyp Streptomycin-Unabhängigkeit hervorrufen können und offensichtlich unterschiedlich auf eine Reihe von Mutagenen reagieren.

Diese und einige andere Beobachtungen führen zu folgender Hypothese über die genotypischen Veränderungen, die den Reversionen von Streptomycin-Abhängigkeit zu -Unabhängigkeit zugrunde liegen: Aus Streptomycin-abhängigen Zellen (*str-d*) können durch zwei verschiedene Mutationsschritte Streptomycin-unabhängige Revertanten entstehen; a) durch eine Mutation des Allels *str-d* zu den Allelen *str-s* oder *str-r*; in diesem Fall würden prototrophe, Streptomycin-unabhängige Revertanten entstehen. b) Die Wirkung des *str-d*-Allels kann durch ein Suppressorogen unterdrückt werden, das trotz des Vorhandenseins des Allels *str-d* den Phänotyp Streptomycin-Unabhängigkeit bedingt; gleichzeitig verursacht das mutierte Suppressorallel jedoch pleiotrop eine Auxotrophie für bestimmte Aminosäuren.

Diese zwei Wege der Entstehung Streptomycin-unabhängiger Revertanten können in folgender Weise dargestellt werden.



Die experimentelle Prüfung dieser Hypothese muß in dem Nachweis bestehen, daß in auxotrophen Revertanten trotz ihres Streptomycin-unabhängigen Phänotyps noch das *str-d*-Allel vorhanden ist. Da es uns trotz umfangreicher hierfür angestellter Versuche bisher nicht gelang, einen Austausch von Erbanlagen auf dem Wege der genetischen Rekombination (Transduktion oder Konjugation) zwischen den uns zur Verfügung stehenden markierten *Proteus*-Stämmen zu erzielen, mußte versucht werden, die Hypothese mit Hilfe von Mutationsuntersuchungen zu prüfen.

Das Vorhandensein eines Suppressorallels könnte auch ohne Rekombination nachgewiesen werden, wenn es gelänge, aus den Streptomycin-unabhängigen, auxotrophen Revertanten den Genotyp *str-s; su-str-* zu isolieren (2). Dieser

$$str\text{-}d; su\text{-}str^-\rightarrow str\text{-}s; su\text{-}str^- \quad (2)$$

Genotyp unterscheidet sich vom Wildtyp nur durch das mutierte Suppressorallel, das jedoch nicht zur Realisation kommt, da *str*-*d* nicht vorliegt. Der wesentliche Unterschied zum Wildtyp besteht jedoch darin, daß aus *str*-*s*; *su*-*str*⁻ praktisch keine oder nur außerordentlich selten Streptomycin-abhängige Mutanten entstehen können. Denn nach einer Mutation (3) von *str*-*s* zu *str*-*d* wird die Wirkung des Allels *str*-*d* durch

$$str\text{-}s; su\text{-}str^-\rightarrow str\text{-}d; su\text{-}str^- \quad (3)$$

su-*str*⁻ unterdrückt, und es müßten theoretisch zwei Mutationen (4) erfolgen, um erneut zu Streptomycin-abhängigen Mutanten zu kommen. Die Wahrscheinlichkeit hierfür ist

$$str\text{-}s; su\text{-}str^-\rightarrow str\text{-}d; su\text{-}str^+ \quad (4)$$

jedoch so gering, daß diese Möglichkeit praktisch vernachlässigt werden kann. Es war also notwendig, zunächst den Genotyp *str*-*s*; *su*-*str*⁻ zu isolieren und die Möglichkeit der erneuten Mutation zur Streptomycin-Abhängigkeit vergleichend beim Wildtyp und den verschiedenen Revertanten-Typen zu prüfen.

Die Isolierung des Genotyps *str*-*s*; *su*-*str*⁻

Nach der oben dargelegten Hypothese besitzen die Streptomycin-unabhängigen auxotrophen Revertanten den Genotyp *str*-*d*; *su*-*str*⁻; die Auxotrophie (Bedürfnis für Isoleucin und Valin) wird dabei als Nebenwirkung des Suppressorallels aufgefaßt. Wenn anstelle von *str*-*d* das Allel *str*-*s* im Genotyp vorhanden ist, entfällt die Wirkung von *su*-*str*⁻ und damit auch die Auxotrophie. Der Genotyp *str*-*s*; *su*-*str*⁻ kann daher aus den auxotrophen Revertanten durch Selektion auf Prototrophie isoliert werden.

In diesen Selektionsversuchen wurden auxotrophe, Streptomycin-unabhängige Revertanten aus dem Streptomycin-abhängigen Stamm *str*-*d*-3 verwendet. Die zu untersuchenden Revertanten-Stämme wurden 14—16 Std bei 37° C unter Schütteln bebrütet, auf der Zentrifuge 2 x in Phosphatpuffer gewaschen und anschließend in dichter Suspension auf Minimalagarplatten ausgespaltet. Zur Titerbestimmung wurden geeignete Verdünnungen der Suspension auf Nähragarplatten gebracht. Die Versuchsplatten wurden 144 Std bei 37° C bebrütet; alle auf den Minimalagarplatten gewachsenen Kolonien wurden dann abisoliert und nochmals auf Minimalagarplatten ausgestrichen, um den prototrophen Charakter zu bestätigen. In einem Teil der Versuche wurde die Bakterienkultur beim Waschen gleichzeitig durch Wiederaufnahme in einem kleineren Volumen Puffer angereichert. Nährbouillon: 1% Pepton; 0,5% NaCl; 1% Fleischextrakt; pH 6,9—7,0. Nähragar: Nährbouillon + 2,3% Agar-Agar (Kobe II). Minimalmedium (abgeändert nach MEDILL und O'KANE 1954): auf 1000 ml H₂O: K₂HPO₄ 9 g; KH₂PO₄ 1 g; NH₄Cl 5 g; Maltose 10 g; Natriumlaktat 20 ml; Salzmischung 2 ml. Salzmischung: auf 50 ml H₂O: MgSO₄ · 7 H₂O 2 g; NaCl 0,1 g; FeSO₄ · 7 H₂O 0,1 g; MnSO₄ · 1 H₂O 0,3 g.

Die an 5 unabhängig voneinander isolierten, auxotrophen, Streptomycin-unabhängigen Revertanten-Stämmen durchgeführten Versuche zeigen, daß in allen diesen Stämmen prototrophe Mutanten auftreten (Tabelle 1). Die

Tabelle 1. Häufigkeit von prototrophen Mutanten in auxotrophen, Streptomycin-unabhängigen Revertanten-Stämmen

Stamm	Anzahl der geprüften Bakterien	Anzahl prototropher Kolonien	Prototrophe Mutanten 10 ⁹
A 4	18,8 × 10 ⁹	12	0,6
A 5	7,7 × 10 ⁹	6	0,8
A 15	7,3 × 10 ⁹	6	0,8
A 16	36,8 × 10 ⁹	20	0,5
A 26	55,2 × 10 ⁹	21	0,4

Mutantenhäufigkeit ist mit Werten unter $1/10^9$ sehr gering. Da damit gerechnet werden mußte, daß infolge einer Mutation des Suppressorallels erneut Streptomycin-abhängige Mutanten auftreten, wurde ein Teil der Versuche auch auf Minimalnährboden mit Streptomycin durchgeführt. Es wurden jedoch in keinem Falle Streptomycin-abhängige, prototrophe Kolonien gefunden.

Nach der oben dargelegten Hypothese haben die in diesen Versuchen isolierten prototrophen Klone die genotypische Konstitution $str-s; su-str^-$. Die Anwesenheit des mutierten Suppressorallels ($su-str^-$) wird phänotypisch zunächst nicht wirksam; erst wenn eine erneute Mutation von $str-s$ zu $str-d$ eintritt, sollte sich dieser Genotyp vom Wildtyp ($str-s; su-str^+$) unterscheiden.

Mutationen der genotypisch verschiedenen, Streptomycin-unabhängigen Revertanten sowie des Wildtyps zur Streptomycin-Abhängigkeit

Nachdem in den „sekundär“ prototrophen, Streptomycin-unabhängigen Revertanten, die in den oben beschriebenen Versuchen auftraten, der vermutliche

Tabelle 2. Der Anteil von Streptomycin-resistenten und Streptomycin-abhängigen Mutanten im Wildtyp-Stamm VI und Streptomycin-unabhängigen, auxotrophen und prototrophen sowie „sekundär“ prototrophen Revertanten

Stamm	Anzahl der geprüften Kolonien	str-r		str-d	
		Anzahl	%	Anzahl	%
Wildtyp ($str-s; su-str^+$)					
VI	102	24	23,5	78	76,5
Str.-unabhängige, prototrophe Revertanten ($str-s; su-str^+$)					
3/5	140	8	5,7	132	94,3
3/25	120	40	33,7	80	66,7
3/4	128	115	89,8	18	10,2
3/11	304	279	91,8	25	8,2
Str.-unabhängige, auxotrophe Revertanten ($str-d; su-str^-$)					
A 4	140	123	87,9	17	12,1
A 5	50	50	100,0	—	—
A 15	174	173	99,4	1	0,6
A 16	305	287	94,1	18	5,9
A 26	267	251	94,0	16	6,0
Str.-unabhängige, „sekundär“ prototrophe Revertanten ($str-s; su-str^-$)					
3/21	160	160	100,0	—	—
3/23	144	144	100,0	—	—

Plattenabschnitt eine etwa gleiche Anzahl von Kolonien wuchsen. Diese Kolonien wurden abisoliert, in 0,5 ml Phosphat-Puffer aufgenommen und parallel auf Nähragar mit 30 μ /ml Streptomycin und ohne Streptomycin ausgestrichen.

In Tabelle 2 haben wir die Ergebnisse dieser Versuche zusammenfassend dargestellt. Der Vergleich des Verhaltens des Wildtyps mit dem der prototrophen

Genotyp $str-s; su-str^-$ isoliert worden war, konnte der Vergleich der verschiedenen Revertantentypen mit dem Wildtyp in bezug auf die Häufigkeit der erneuten Mutation zur Streptomycin-Abhängigkeit durchgeführt werden. Es kam hier besonders darauf an festzustellen, ob Unterschiede in diesem Verhalten zwischen dem Wildtyp und den prototrophen Revertanten (die wir als Rückmutanten klassifizierten) bzw. zwischen Wildtyp und auxotrophen Revertanten (Suppressormutanten) vorhanden sind; schließlich mußte geprüft werden, ob aus den „sekundär“ prototrophen Revertanten überhaupt erneut Streptomycin-abhängige Mutanten entstehen können.

Die Selektion Streptomycin-resistenter bzw. -abhängiger Mutanten wurde auf Gradientenplatten (SZYBALSKI 1952) durchgeführt. Da die Revertant-Stämme in ihrem Sensibilitätsgrad nicht einheitlich sind, wurde die Streptomycin-Konzentration in der Oberschicht der Gradientenplatten so gewählt, daß auf einem bestimmten

Streptomycin-unabhängigen Revertanten zeigt, daß der Anteil an Streptomycin-abhängigen Mutanten bei zwei der geprüften Stämme etwa in der gleichen Größenordnung wie der des Wildtyps liegt. Die zwei anderen Stämme (3/4 und 3/11) verhielten sich jedoch eher wie die auxotrophen Revertanten. Eine Nachprüfung ergab, daß diese beiden Stämme zwar auf Minimalmedium wachsen, ihre Wachstumsgeschwindigkeit jedoch wesentlich geringer ist als die der anderen beiden geprüften Stämme und des Wildtyps. Ihre Klassifizierung als prototroph ist daher nicht korrekt, sie können nur als partiell prototroph bezeichnet werden.

Im Gegensatz hierzu besteht ein beträchtlicher Unterschied zwischen dem Verhalten des Wildtyps und dem der auxotrophen, Streptomycin-unabhängigen Revertanten: während etwa 75% der eine bestimmte Streptomycin-Konzentration (hier etwa 30 γ /ml) Überlebenden des Wildtyps Streptomycin-abhängig sind, ist bei etwa gleicher Überlebensrate der Anteil bei den auxotrophen Revertantenstämmen wesentlich geringer; mit einer Ausnahme (12,1%) liegt er unter 10%. Die wichtigste Aussage geht aus den Ergebnissen mit den beiden „sekundär“ prototrophen Revertantenstämmen hervor, die aus auxotrophen Revertanten durch Selektion auf Minimalmedium isoliert wurden. Wie die Tabelle zeigt, konnten aus beiden Stämmen (3/21 und 3/23) zwar Streptomycin-resistente, jedoch *keine* Streptomycin-abhängigen Mutanten isoliert werden.

Obwohl die hier angewendete Methodik keine Bestimmung der Mutationsrate zuläßt, kann jedoch aus dem Ergebnis des Vergleichs der Häufigkeit Streptomycin-abhängiger bzw. -resistenter Mutanten die qualitative Aussage gemacht werden, daß sich die auxotrophen Revertanten in dieser Beziehung wesentlich anders verhalten als der Wildtyp und die „primär“ prototrophen Revertanten. Die Tatsache, daß aus den „sekundär“ prototrophen Revertantenstämmen keine Streptomycin-abhängigen Mutanten isoliert werden konnten, entspricht der zunächst angenommenen genotypischen Konstitution dieses Typs (*str-s; su-str⁻*): das mutierte Suppressorallel (*su-str⁻*) unterdrückt die Manifestierung von *str-d*, und es wären zwei Mutationen erforderlich, um zum Genotyp *str-d; su-str⁺* und damit zu Streptomycin-abhängigen Mutanten zu gelangen.

Diskussion

Streptomycin-abhängige Mutanten wurden bisher vor allem bei *E. coli* und *Salmonella typhimurium* für genetische Untersuchungen verwendet. NEWCOMBE und NYHOLM (1950) führten Rekombinationsexperimente an Streptomycin-unabhängigen Revertanten aus Streptomycin-abhängigen Mutanten durch und zeigten, daß ein Teil der Revertanten nicht durch Rückmutationen, sondern durch Suppressormutationen entstanden sein mußte. HASHIMOTO (1960) berichtete kürzlich über Transduktionsexperimente an Streptomycin-sensiblen, -resistenten und -abhängigen Mutanten sowie Streptomycin-unabhängigen Revertanten von *E. coli* B/r. HASHIMOTO fand, daß alle geprüften Streptomycin-unabhängigen Revertanten auf Mutationen eines Suppressorogens beruhten, das mit dem *str*-Locus eng gekoppelt ist.

Bei *Proteus mirabilis* gelang es bisher nicht, die genotypischen Beziehungen zwischen den verschiedenen, sich in ihrem Verhalten gegenüber Streptomycin unterscheidenden Mutanten mit Hilfe von Rekombinationsexperimenten aufzuklären. Die hier angeführte genotypische Konstitution der zwei Revertanten-

typen (*str-s*; *su-str⁺* bzw. *str-d*; *su-str⁻*) kann daher auch nicht als bewiesen gelten. Dennoch scheint uns die Isolierung des Genotyps *str-s*; *su-str⁻* und die voraussagbare Tatsache, daß aus Klonen mit dieser genotypischen Konstitution keine (oder nur außerordentlich selten) Streptomycin-abhängige Mutanten isoliert werden können, einem Beweis sehr nahe zu kommen.

Das Suppressorallel *su-str⁺* besitzt eine höhere spontane Mutationsrate als das Allel *str-d*; so sind mehr als 70% der spontanen Revertanten auxotroph. Eine höhere, relative Mutagenstabilität von *su-str⁺* führt jedoch dazu, daß dieses Verhältnis bei den induzierten Revertanten stark zugunsten der prototrophen Revertanten verändert ist.

Während in den Untersuchungen über die Reversion Streptomycin-abhängiger Mutanten von *E. coli* zur Streptomycin-Unabhängigkeit (NEWCOMBE und NYHOLM 1950; HASHIMOTO 1960) nichts über Unterschiede zwischen den durch Suppressormutationen bedingten Revertanten und dem Wildtyp berichtet wird, konnte bei *P. mirabilis* eine in dieser Beziehung bemerkenswerte Erscheinung beobachtet werden. Die von uns als Rückmutanten klassifizierten Streptomycin-unabhängigen Revertanten sind so wie der Wildtyp prototroph; dagegen tritt bei den durch Suppressorwirkung entstandenen Revertanten eine weder beim Wildtyp noch bei den Streptomycin-abhängigen Mutanten vorhandene Auxotrophie auf. So sind die Revertanten (*str-d*; *su-str⁻*) des Stammes *str-d-3* auxotroph für Isoleucin plus Valin, während die Revertanten zweier anderer *str-d*-Stämme Methionin- bzw. Cystin-bedürftig sind.

Das Auftreten dieser Auxotrophie kann in zwei Richtungen gedeutet werden: Es könnte sich hier um ein Suppressorogen handeln, das neben der eigentlichen Suppressorfunktion (der Unterdrückung der Wirkung des Allels *str-d*) eine mit dieser nicht in Zusammenhang stehende, selbstständige Wirkung aufweist; in unserem Fall würde es sich um die Regelung eines Syntheseschrittes in der Isoleucin- bzw. Valinsynthese handeln. Dieser Typ von Suppressorogenen ist bei verschiedenen Organismen bekannt geworden, als Beispiel sei hier nur auf den Suppressor des Gens *purple* bei *Drosophila* (SCHULTZ und BRIDGES 1932) hingewiesen.

Eine zweite Deutungsmöglichkeit des Auftretens der Auxotrophie geht von der Annahme aus, daß die Blockierung der Isoleucin- bzw. Valinsynthese ein Bestandteil der Suppressorfunktion des Suppressorogens ist. Suppressorogenen dieses Typs, die nur in Kombination mit dem mutierten Allel neben der Unterdrückung der Wirkung dieses Allels zusätzlich ein *scheinbar* von der Suppressorwirkung unabhängiges Phän bedingen, sind ebenfalls in einer Reihe von Fällen bekannt. Der Suppressor (*su-pyr*) einer Reihe von Pyrimidin- bzw. Prolin-bedürftiger Mutanten von *Neurospora* (MITCHELL und MITCHELL 1952) ist ein typischer Fall aus dieser Gruppe.

Eine Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten liegt in der Kombination des mutierten Suppressorallels mit dem nichtmutierten Allel des von ihm beeinflußten Gens. Hat das Suppressorallel eine selbstständige, mit der Suppressorwirkung nicht in Zusammenhang stehende Wirkung, dann sollte dieses Phän realisiert werden, gleichgültig ob der Suppressor mit dem Normalallel oder dem mutierten Allel kombiniert ist. Durch die Selektion des Genotyps *str-s*;

su-str⁻ kann diese Frage in unserem Fall entschieden werden; Bakterien mit dieser genotypischen Konstitution sind prototroph, *d. h.* die *Isoleucin-Valin-Auxotrophie der Revertanten str-d*; *su-str⁻* ist eine Folge der *Suppressorfunktion des Allels su-str⁻*. Das entspricht der kürzlich von STRAUSS (1960) geäußerten Vorstellung, nach der „in most cases suppressors act by introducing a second block into the metabolic system and that in some way this second lesion compensates for the effect of the first“.

Es ist anzunehmen, daß die nähere biochemische Untersuchung der auxotrophen Revertanten und damit das Kennenlernen des Mechanismus der in diesem Fall vorliegenden Suppressorwirkung auch einen Einblick in die bisher noch unverständliche biochemische Grundlage der Streptomycin-Abhängigkeit erlauben wird.

Summary

In *Proteus mirabilis* the reversion from streptomycin dependence to streptomycin nondependence leads to two types of revertants: about 28% of the spontaneous revertants being prototrophic like the wildtype and 72% being auxotrophic; the majority of these auxotrophic revertants (more than 70%) require the aminoacids isoleucin plus valin for growth on minimal medium. Among induced revertants the relation between the two types is changed: more than 70% of the induced revertants are prototrophic, the remaining part being auxotrophic.

According to the presented hypothesis the prototrophic revertants originate by mutation of the allele *str-d* to *str-s*; the streptomycin nondependence of the auxotrophic revertants is assumed to be the consequence of a suppressor mutation, their genotypical designation then being *str-d; su-str⁻*.

To prove this hypothesis without having the possibility of genetic recombination between these strains, it was tried to isolate the genotype *str-s; su-str⁻* by selection of streptomycin nondependent, prototrophic variants out of the auxotrophic revertants. With low frequency ($<10^{-9}$) clones of this type were found. The critical test of the hypothesis was the comparison of the frequency of occurrence of new streptomycin dependent mutants between the wildtype (*str-s; su-str⁺*), prototrophic revertants (*str-s; su-str⁺*), auxotrophic revertants (*str-d; su-str⁻*) and „secondary“ prototrophic revertants (*str-s; su-str⁻*) (see table 2). As expected, there was no significant difference in this respect between wildtype and prototrophic revertants; a significant difference, however, was observed between prototrophic and auxotrophic revertants. It was impossible up to now to select new streptomycin dependent mutants from *str-s; su-str⁻* cells, thus indicating the role of *su-str⁻* in suppressing the realisation of the allel *str-d*. The suppression of *str-d* appears to be accompanied by the introduction of a block into the synthesis of isoleucin and valin.

Literatur

BÖHME, H.: Streptomycin-abhängige Mutanten von *Proteus mirabilis* und ihre Verwendung in Mutationsversuchen mit Manganchlorid. *Biol. Zbl.* **80**, 5—32 (1961).

HASHIMOTO, K.: Streptomycin resistance in *Escherichia coli* analyzed by transduction. *Genetics* **45**, 49—62 (1960).

MEDILL, M. A., and D. J. O' KANE: A synthetic medium for the L type colonies of *Proteus*. *J. Bact.* **68**, 530—533 (1954).

MITCHELL, M. B., and K. H. MITCHELL: Observations on the behaviour of suppressors in *Neurospora*. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **38**, 205—214 (1952).

NEWCOMBE, H. B., and M. H. NYHOLM: The inheritance of streptomycin resistance and dependence in crosses of *E. coli*. *Genetics* **35**, 603—611 (1950).

SCHULTZ, J., and C. B. BRIDGES: Methods for distinguishing between duplications and specific suppressors. *Amer. Naturalist* **66**, 323—334 (1932).

STRAUSS, B. S.: An outline of chemical genetics. Philadelphia: W. B. Saunders & Company 1960.

SZYBALSKI, W.: Microbial selection. Part I. Gradient plate technique for study of bacterial resistance. *Science* **116**, 46—48 (1952).

Doz. Dr. HELMUT BÖHME,
Institut für Kulturpflanzenforschung, Gatersleben, Kreis Aschersleben

Department of Botany, University of Michigan, Ann Arbor
INCOMPATIBILITY STUDIES IN OENOTHERA*

By
ERICH STEINER

(Received June 23, 1961)

The complex-heterozygotes of the subgenus *Euoenothea* which occur throughout North America can be classified into five phylogenetic groups on the basis of their cytogenetical and morphological characteristics. In one of these, the *biennis* group 1, a gametophytic incompatibility system has been demonstrated (STEINER 1956, 1957). It is of interest to know whether such an incompatibility mechanism is also present in the other phylogenetic groups. Because these differ in certain details from the *biennis* group 1, the method used to demonstrate incompatibility alleles in the *biennis* 1 forms is not practical for the other groups. During the course of an earlier study dealing with this problem (STEINER 1961) an improved method for the detection of incompatibility alleles in complex-heterozygotes was devised. This method, which also gives information regarding the identity of the alleles in different races, was tested using relatively few races. The present paper reports the results of an analysis which has been extended to a number of additional strains of complex-heterozygotes.

The term "complex-heterozygote" describes the specialized cytogenetic mechanism exemplified by many oenotheras. A complex-heterozygote possesses two genomes or "complexes", each composed of seven chromosomes. The two sets of chromosomes differ completely in the arrangement of their end segments. As a result, at meiosis a circle of fourteen chromosomes is formed and because the adjacent chromosomes in the circle regularly go to opposite poles, each complex remains intact in the meiotic products. Thus only two kinds of gametes occur. Because these plants are naturally self-pollinated, one would expect to find among the offspring homozygotes of each complex as well as heterozygotes like the parent. A balanced lethal system, however, prevents the occurrence of the homozygous combinations.

The two complexes which make up such a structural heterozygote differ in (1) the segmental arrangement of their chromosomes, (2) the phenotype which each produces, and (3) the frequency with which each is transmitted through the egg or through the pollen. The complex which in a series of outcrosses is more often transmitted through the egg than through the pollen is called the alpha complex. The complex which is predominantly transmitted through the pollen is known as the beta.

If it is present in a race, the incompatibility allele (S_I) is found in the alpha complex. At the homologous locus of the beta complex a self-compatibility

* Work carried out at the Institut für Entwicklungsphysiologie der Universität zu Köln during tenure of a National Science Foundation Senior Postdoctoral Fellowship. I am very grateful for the use of the facilities and the many kindnesses extended to me by Prof. Dr. C. HARTE during the course of this study.

allele (S_C) occurs. In self-pollinations the pollen carrying the alpha complex does not grow because the same incompatibility allele is present in the stigmatic and stylar tissue. Pollen carrying the beta complex, on the other hand, develops normally. The incompatibility allele is, in a restricted sense, a type of pollen lethal, and prevents the occurrence of alpha-alpha homozygotes among the offspring from self-pollination of a complex-heterozygote.

Materials and Methods

The races used in this investigation are listed in Table 1 according to the phylogenetic group to which they belong. For particulars concerning most of these forms, see CLELAND (1958). The characteristics of the races, *Ashland D*, *eriensis*, *Whartonae* and *York Springs* have not as yet been fully analyzed.

Each race was crossed as the female parent to a synthetic *biennis* group 1 hybrid, alpha *Hot Springs*-beta *Camp Peary L*. The latter is a complex-heterozygote which almost without exception transmits the alpha *Hot Springs* complex through the pollen rather than the beta *Camp Peary L* which is normally a pollen complex.

Table 1. Races used in the current study

<i>Biennis 1</i>	<i>Strigosa</i>
Mifflintown	Forsberg
<i>Whartonae</i>	Granger
<i>York Springs</i>	Heber
<i>Biennis 2</i>	Minturn
<i>Ashland D</i>	Monett
<i>Buck Creek</i>	North Colorado
<i>Elma V</i>	Springs
<i>Routhierville</i>	Iowa II
<i>Shulliana</i>	<i>Parviflora</i>
<i>Tonawanda I</i>	angustissima
<i>Tonawanda II</i>	Iron Mountain
<i>Unclassified</i>	Manistique
<i>Camas</i>	muricata
<i>eriensis</i>	Nobska

allele in the complex under study, but also "Pollen lethal" is here taken in the broad sense to describe a genetic factor which prevents the germination or development of the pollen which carries it, regardless of the genetic constitution of the stigma upon which it is placed.

In order to distinguish between these alternative explanations, the cross-compatibility relationships between all self-incompatible hybrids were determined. If the pollen of a particular hybrid failed to develop when placed upon the stigma of all the remaining hybrids, the presence of a pollen lethal is suggested. On the other hand, if the pollen proved to be compatible with at least one of the other hybrids, the self-incompatibility of the pollen parent must result from the action of an incompatibility allele.

The crosses between the various hybrids having alpha *Hot Springs* in common should also reveal, in those cases where incompatibility alleles are present in the complexes associated with alpha *Hot Springs*, which of these carry identical alleles. If, however, a complex bears a pollen lethal, there is no way of determining from such crosses whether an incompatibility allele is also present but its effect masked by the lethal.

Both self- and cross-compatibility were tested by determining pollen tube growth. Flowers were emasculated and the styles allowed to mature on the plant. When the stigmas were receptive, the emasculated flowers were removed and placed in vials of water. The stigmas were pollinated and the flowers incubated at 28°C for six to ten hours. The styles were then fixed and processed as previously described (STEINER 1956). With this technique the pollen tubes are readily recognized by the deeply stained, spindle-shaped starch grains which they contain.

Hybrids which proved to be self-compatible were interpreted as carrying a self-compatibility allele in the alpha complex derived from the race parent and were not tested further.

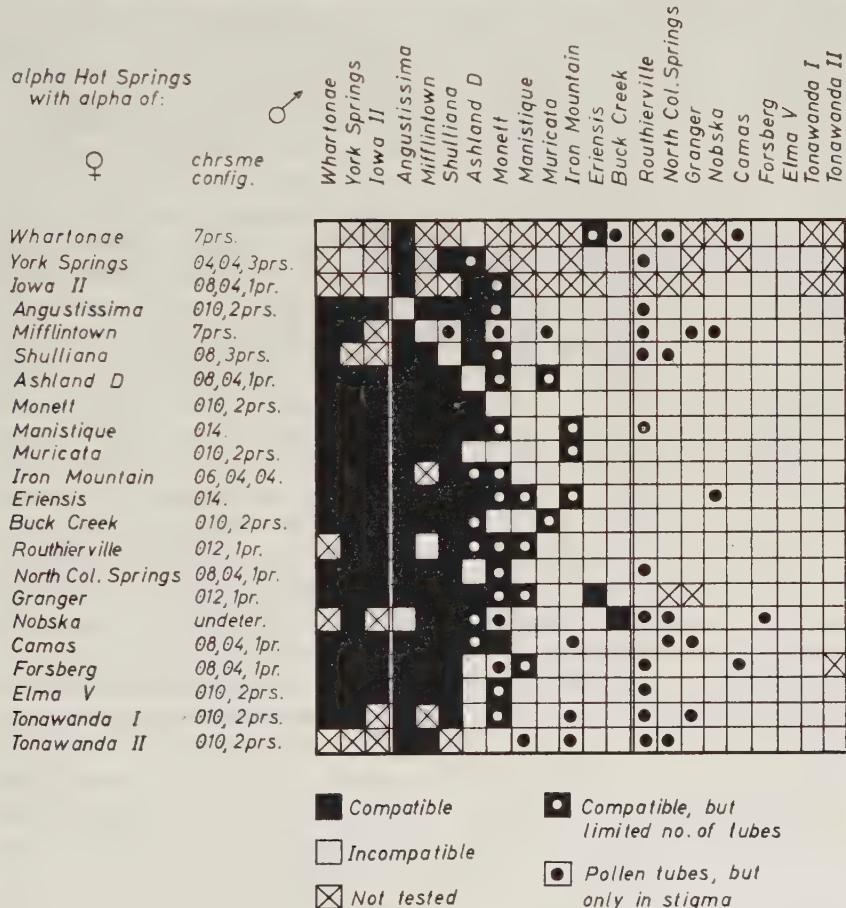
In those hybrids which were self-incompatible, the self-incompatibility could result not only from the presence of an incompatibility

Because the self-incompatibility of these hybrids could be explained in some cases by the action of pollen lethals, it seemed desirable to determine the percentages of normal-appearing pollen grains produced by each hybrid. Pollen grains were mounted in IKI-lactic acid. The appearance of pollen from a structural homozygote (*hookeri* race) was used as the criterion for normal. No attempts were made to correlate the appearance of the various types of pollen grains with their ability to germinate and grow.

Results

Only two of the hybrid combinations, alpha *Minturn*·alpha *Hot Springs* and alpha *Heber*·alpha *Hot Springs*, proved to be self-compatible. All other combinations were self-incompatible; these are listed in Table 2. This table also shows

Table 2. Cross-compatibility between alpha-alphas having alpha *Hot Springs* in common



the compatibility relationships between the alpha complexes of the various races. The hybrids are grouped into three classes:

1. Hybrids whose pollen develops in the styles of all others tested. (Those carrying the alpha complexes of *Whartonae*, *York Springs*, and *Iowa II*.)

2. Hybrids whose pollen develops in the styles of certain of the hybrids and not in those of others (Those bearing the alpha complexes of *angustissima*, *Mifflintown*, *Shulliana*, *Ashland D*, *Monett*, *Manistique*, *muricata*, *Iron Mountain*, *eriensis*, *Buck Creek*.)

3. Hybrids whose pollen fails to grow in the styles of all others tested (Those carrying the alpha complexes of *Routhierville*, *North Colorado Springs*, *Granger*, *Nobska*, *Camas*, *Forsberg*, *Elma V*, *Tonawanda I*, and *Tonawanda II*).

Table 3. Percentages of normal pollen produced by alpha-alpha hybrids

alpha Hot Springs with alpha	% of normal pollen	total no. of grains counted
angustissima	22.8	2714
Ashland D	27.1	3913
Buck Creek	40.1	2401
Camas	27.0	2441
Elma V	24.3	2104
eriensis	23.2	2257
Forsberg	13.0	2206
Granger	27.9	2385
Heber	13.9	2677
Iowa II	14.4	2999
Iron Mountain	13.3	3206
Manistique	0.7	2177
Mifflintown	8.0	2131
Minturn	27.9	2150
Monett	42.3	1979
muricata	0.6	2172
Nobska	32.3	2846
North Colorado Springs	3.4	2100
Routhierville	21.3	2633
Shulliana (jugens)	30.9	2367
Tonawanda I	25.0	2004
Tonawanda II	18.6	2423
Whartonae	31.4	2055
York Springs	17.0	1985

Hot Springs), in other cases (e.g. alpha *Ashland D*·alpha *Hot Springs*) the same pollen parent may show a limited number of tubes in some crosses and a normal number in others. A limited number of pollen tubes might be expected when a hybrid produces very little normal pollen; this seems to be the case in alpha *Iron Mountain*·alpha *Hot Springs* and alpha *Manistique*·alpha *Hot Springs*, which produce only 13% and 0.7% respectively, normal-appearing pollen grains (Table 3). On the other hand, alpha *Monett*·alpha *Hot Springs* and alpha *Ashland D*·alpha *Hot Springs* produce as much normal-appearing pollen as those hybrids which show a normal number of pollen tubes in compatible pollinations.

Table 2 also shows a number of instances in which pollen tubes developed only in the stigma. These must be considered incompatible, although the incompatibility reaction is somewhat delayed. Whether such a delayed reaction occurs depends upon the particular hybrid used as the female parent.

The experiments reported here were performed in Köln, Germany and utilized certain of the strains employed in the earlier study done in Ann Arbor, Michigan.

In the second category are included cases in which cross-compatibility is rare (e.g. alpha *Buck Creek*·alpha *Hot Springs* used as pollen parent), instances in which cross-incompatibility is exceptional (e.g. alpha *angustissima*·alpha *Hot Springs*), and finally, cases in which cross-compatibility and cross-incompatibility approach equal frequency.

Among the crosses of the first and second classes taken together, there are thirty-five which show in their reciprocals the opposite compatibility reaction.

Attention must be called to a considerable number of crosses, which although compatible, show only a limited number of pollen tubes in spite of abundant pollination. In such cases the number of pollen tubes may be on the order of three to fifteen or twenty. In a normal compatible pollination a hundred or more pollen tubes can be observed. Although a limited number of tubes may be characteristic when certain hybrids are used as pollen parents (e.g. alpha *Monett*·alpha

The summer was unusually cool and wet. It is interesting to note that although the compatibility tests were carried out under conditions identical with those used in the previous experiments, the four hours which had earlier been sufficient for the growth of pollen tubes to the base of the style in control pollinations proved to be too short a time in the present tests. The growth period was thus increased to at least six hours in order to be certain that the pollen tubes had sufficient time to develop. Thus environmental conditions under which plants are growing prior to pollination as well as conditions immediately after pollination appear to influence pollen tube development.

Discussion

The results of the current experiments are in general the same as those obtained in the previous study. Evidence from the compatibility tests supports the conclusion that the alpha *biennis* 1 complexes, *Mifflintown*, *Whartona*, and *York Springs*, each possesses an incompatibility allele. *Angustissima*, a *parviflora* race with a *biennis* type alpha complex, likewise carries an incompatibility factor. It seems safe to venture the prediction that most alpha complexes of the *biennis* type, regardless of whether they occur in races belonging to the *biennis* 1, *biennis* 3, or the *parviflora* phylogenetic groups, carry incompatibility alleles.

Among the alpha *biennis* 2 complexes, alpha *Ashland D*, alpha *Buck Creek*, and *jugens* (*Shulliana*) show evidence of incompatibility factors. When the *angustissima*, *Mifflintown*, and *jugens* hybrids serve as pollen parents, there is in each instance one cross-incompatible combination. These can most readily be explained by the assumption that they represent cases of identity of S_I alleles.

The complexes, alpha *Iowa II* and alpha *Monett*, may be added to those of the *strigosa* group for which there is evidence of incompatibility alleles. The *parviflora* races, *Iron Mountain*, *Manistique*, and *muricata* all possess alpha complexes of the *strigosa* type; these are incompatible in most crosses, but each series has certain combinations in which a limited number of pollen tubes develop. Such cross-compatibility when coupled with self-incompatibility indicates the presence of incompatibility alleles.

A number of alpha complexes belonging to the *strigosa* and *biennis* 2 groups show no cross-compatible combinations. These are the alpha complexes of *Elma V*, *Forsberg*, *Granger*, *North Colorado Springs*, *Routhierville*, *Tonawanda I*, and *Tonawanda II*. Although admittedly it is impossible to be certain that with additional tests such complexes may not prove to be cross-compatible in at least one instance, the conclusion that these complexes carry true pollen lethals appears on the basis of the present data to be justified. It is not possible, however, to establish whether incompatibility alleles are present in addition to the pollen lethals, since in the current experiments the latter prevent the detection of the former.

Even though pollen lethals prevent the detection of incompatibility alleles in many races, such alleles have been demonstrated in enough other races to amply confirm the earlier conclusion that they occur in all phylogenetic groups of complex-heterozygotes. It is highly unlikely that the incompatibility system evolved after the complex-heterozygotes had already originated. Therefore, if incompatibility alleles occur in some races, one would expect to find them in

most others unless there have been frequent mutations to the S_C allele. If this were the case, however, it would be difficult to understand why such mutations have not occurred to any extent in the *biennis* group 1.

The crosses in which alpha *Buck Creek*·alpha *Hot Springs* and alpha *eriensis*·alpha *Hot Springs* served as pollen parents show in each series only one compatible pollination. This argues for the absence of a pollen lethal and suggests the presence of an incompatibility allele. The large number of incompatible crosses would then have to be explained by assuming that in each case the alpha complex coming from the female parent carries an S_I allele identical with that of alpha *Buck Creek* or of alpha *eriensis*. Such extensive identity of S_I alleles seems improbable. In the first place, this does not appear to be the case in the *biennis* group 1, in which almost every race has a distinctive incompatibility allele. Secondly, a gametophytic incompatibility system by definition must possess a large number of different alleles; widespread identity of alleles would make it ineffective. It is true that the function of these alleles in the complex-heterozygotes is different from that in a structural homozygote, but, as pointed out before, the system must have evolved before the origin of the complex-heterozygotes; if incompatibility alleles are present at all, their diversity should still persist unless a particular phylogenetic group could be traced back to a single or relatively few ancestral forms.

Finally, strong evidence against the identity of alleles as an explanation for much of the cross-incompatibility can be found in certain crosses of Table 2 which show reciprocal differences. For example, in the series in which alpha *Ashland D*·alpha *Hot Springs* is used as the pollen parent, the cross with alpha *Whartonae*·alpha *Hot Springs* is incompatible. The reciprocal cross, alpha *Ashland D*·alpha *Hot Springs* X alpha *Whartonae*·alpha *Hot Springs*, is compatible. Numerous other crosses in the series are compatible so that a pollen lethal as the cause of incompatibility is excluded. If the two complexes, alpha *Ashland D* and alpha *Whartonae* carried identical incompatibility alleles, the cross should be incompatible in both directions. As previously pointed out, in classes I and II there are thirty-five such cases of reciprocal differences (Table 2). Class III can here be disregarded, since a reciprocal difference is normally expected if a complex without a pollen lethal is crossed with one which carries such a factor.

Reciprocal differences suggest the possibility of a cytoplasmic effect. The crosses shown in Table 2 do not, however, reveal any pattern of cytoplasmic inheritance which would not require further assumptions for which no evidence is currently available.

The cross-compatibility behavior of the alpha·alpha hybrids of classes I and II might be explained through the assumption that in addition to the presence of an incompatibility allele certain complexes carry a type of pollen lethal which may not have a lethal effect on the stigma and style of some genetic combinations. This lethal action would depend not upon the presence of a specific incompatibility factor, but rather upon the total genetic constitution of the female parent. Such a factor would be intermediate between a true pollen lethal as defined earlier, and an incompatibility allele which is only a lethal when the stigmatic and stylar tissue carries the identical allele.

The latter explanation has merit in that it does not demand the assumption of a modified gametophytic incompatibility system in order to explain the reciprocal differences in compatibility behavior; such an altered incompatibility mechanism would be difficult to reconcile with the results obtained with the *biennis* 1 races as well as with some of the races belonging to the other groups. Further, it is well-known that the complex-heterozygote allows the accumulation in its complexes of lethal as well as detrimental mutations, some of which very possibly may produce effects such as assumed above. Whether the failure of pollen tube development which results from the presence of this type of lethal should be classified as an incompatibility reaction is questionable. Although such a reaction falls within the definition of heterogenic incompatibility as proposed by ESSER (1959), the fact that it depends upon a more or less chance combination of entire genomes suggests that it resembles more closely a sterility reaction such as found commonly in interspecific crosses.

Unfortunately, the current data provide no better test for the latter hypothesis than for that suggesting a cytoplasmic effect. In either case extensive additional work will be necessary before other than a working hypothesis can be proposed.

Zusammenfassung

Es wird weiteres Material vorgelegt, um die allgemeine Aussage zu stützen, daß Inkompatibilitätsallele in allen phylogenetischen Gruppen der komplex-heterozygoten Arten der nordamerikanischen Euoenothen zu finden sind. Eine Anzahl von Rassen der *strigosa*-, *biennis* 2-, und *parviflora*-Gruppen scheinen Pollenletalfaktoren zu enthalten, welche die Entwicklung des Pollens verhindern, unabhängig von der Konstitution des Griffels, auf dem er sich befindet. Solche Letalfaktoren haben in den vorliegenden Versuchen die Entdeckung der Inkompatibilitätsallele verhindert, falls die letzteren in diesen Rassen vorhanden sein sollten.

In der vorgelegten Untersuchung werden die Inkompatibilitätsbeziehungen zwischen 22 verschiedenen selbstinkompatiblen $\alpha \cdot \alpha$ -Bastarden bestimmt. In einer Gruppe dieser Bastarde zeigte jedes Glied, so bald es als Pollenelter benutzt wurde, Anzeichen sowohl für Kreuzungskompatibilität als auch für Kreuzungskompatibilität. Die Kreuzungskompatibilität kann in vielen Fällen nicht erklärt werden durch die Annahme einer Identität der S_I -Allele, weil die reziproken Kreuzungen häufig kompatibel waren. Als Arbeitshypothese wird vorgeschlagen, daß diese Fälle von Kreuzungskompatibilität entstehen durch einen Typ von Letalfaktoren, welche im Gegensatz zu den oben erwähnten nicht unabänderlich den Pollen ausschalten, in dem sie enthalten sind, sondern deren Wirkung sich erst entfaltet in Wechselwirkung mit der gesamten genetischen Konstitution des Griffels, auf dem sich der Pollen befindet.

Acknowledgements. I would like to express appreciation of the helpful discussions of the problem with Prof. C. HARTE as well as Dr. KARL ESSER. Thanks are also due to the Deutsche Forschungsgemeinschaft who provided the support for technical assistance rendered by Mr. W. GOTTER.

Literature

CLELAND, R. E.: The evolution of the North American *Oenotheras* of the "biennis" group. *Planta (Berl.)* **51**, 378—398 (1958).

ESSER, K.: Die Inkompatibilitätsbeziehungen zwischen geographischen Rassen von *Podospora anserina* (Ces.) Rehm. *Z. Vererb.-Lehre* **90**, 445—456 (1959).

STEINER, E.: New aspects of the balanced lethal mechanism in *Oenothera*. *Genetics* **41**, 486—500 (1956).

— Further evidence of an incompatibility allele system in the complex-heterozygotes of *Oenothera*. *Amer. J. Bot.* **44**, 582—585 (1957).

— Incompatibility in the complex-heterozygotes of *Oenothera*. *Genetics* **46**, 301—315 (1961).

Dr. ERICH STEINER,
Department of Botany, University of Michigan, Ann Arbor, USA

Institute of Genetics, The University of Milano, Italy

NON-DISJUNCTION IN PRESENCE OF INTERCHANGES INVOLVING
B-TYPE CHROMOSOMES IN MAIZE, AND SOME PHENOTYPICAL
CONSEQUENCES OF MEANING IN MAIZE BREEDING

By

A. BIANCHI, G. BELLINI, M. CONTIN and E. OTTAVIANO

With 15 Figures in the Text

(Received April 28, 1961)

Some stocks of several species possess the so called supernumerary or B-type chromosomes, whose morphology (Fig. 1) and mode of inheritance differ, in some case, so much from that of the normal or A chromosomes, that they do not conform most of the rules of genetics which rest upon the uniform behavior of the latter (DARLINGTON 1956). Cytogenetic studies (ROMAN 1947 and 1949) as well as cytological investigations (BLACKWOOD 1956) have demonstrated, however, that their aberrant behavior, in maize, is chiefly restricted to the chromatid non-disjunction at the second division of the pollen grain nucleus, and to the chromosome non-disjunction of the B chromosomes at anaphase I of meiosis in pollen mother cells. BLACKWOOD reports that somatic aberrations are infrequent and that, at any rate, they seem to occur in the seedling stage.

This study was undertaken in order to investigate gametophyte and somatic irregularities of B chromosome segments under different genotypic and environmental conditions, taking advantage of an appropriate use of pollinator stocks possessing chromosomal interchanges between B and A chromosomes, the latter bearing suitable dominant markers affecting endosperm and sporophyte (preferably scutellum and seedling) characters for which the seed parents possess the corresponding recessives, as briefly described in the following paragraphs. Data are also reported which extend the conclusions made by ROMAN (1949) who found that the nondisjunction of a chromosome consisting of a A segment plus a B centric segment is rarely occurring, if at all, in microspores lacking the chromosome formed by the A centric segment plus the B acentric part: our results support the idea that the B chromatin seems to interfere with the dynamics of other chromosomes in general.

It will be also demonstrated that the endosperm development is controlled by specific chromosome segments, which may have an effect unrelated to their size.

Material and Methods

The mechanics of B chromosome interchanges. As described firstly by ROMAN (1947, 1948) and ROMAN and ULLSTRUP (1951), and confirmed by BIANCHI (1957a, 1960) a maize plant possessing a B centromere region with a translocated A segment frequently shows non disjunction of the compound chromosome (indicated as B^A) in the second microspore mitosis. Thus one of the gametes has two of these chromosomes, its partner none. Consequently three combinations are expected: (I) hypoploid endosperm with hyperploid embryo, and (II) hyperploid endosperm with hypoploid embryo, because of non disjunction; (III) normal chromosome complement both in embryo and in endosperm following normal disjunction.

These can be distinguished phenotypically rather than cytologically if one adopts crosses in which the female has two recessive markers, one affecting endosperm and the other plant (or scutellum) characters, and in which the male carries the dominant alleles translocated to the B centromere. If the dominant markers for the endosperm trait have a dosage effect or the scutellum is distinguishable according whether the B^A chromosome is present or not, the above mentioned three classes can be readily obtained scoring the appropriate crossed ears without resorting to planting of the seed.

The genetic stocks. A first series of data have been obtained crossing the 9 chromosome marked stock $yg_2\ bz\ sh$ by the stock TB-9b $Yg_2\ Bz\ Sh$. Examples of results obtainable from such crossing are reproduced in Fig. 2 and 3, which essentially are exceptions to the rule of the uniformity of the F_1 of two true breeding stocks.



Fig. 1. Late pachytene in pollen mother cell of maize, showing ten A chromosome pairs and one B chromosome pair, about two-thirds of the length of the shortest of A chromosomes, and characterized by the large amount of heterochromatin at the distal end (arrow)

some 10 of the basic set. The break in chromosome 10 is such that the B^{10} chromosome bears the R allele. Such an allele gives self-colored aleurone when homozygous or when present in two doses, in the triploid endosperm; however Rrr kernels are darkly mottled (Fig. 6). This enables one to distinguish, among the colored kernels, two classes, i.e., the Rrr and the $RRrr$, (which, however, seem not so self-colored as the RRr type from a normal cross $\varphi\ RR \times \delta\ rr$), and, in turn, making it possible to identify three genotypic combinations in endosperm, permits an inference on the zygote constitution.

A further series of crosses deals with TB-4 on Minn. A 158 T and on a $su\ su$ stock. As illustrated by Fig. 7, when the latter seed stock is used, although the pollinator TB-4 is obviously $Su\ Su$, because of non disjunction of B^4 (bearing Su) su seed appear with an incidence comparable to that of $bz\ sh$, c , or r of the previous crosses. This kind of crosses, given the parental constitution, was expected to produce kernels all with uniformly colored aleurone: significant exceptions are, however, detectable, as presented in form of sectors in Fig. 7 as well as in Fig. 8.

A large sample of ears comes from crossing a stock pr/pr , Y/y , $I\ Sh\ Bz\ Wx/C\ sh\ bz\ wx$ by TB-3a (in which $\frac{9}{10}$ of long arm of chromosome 3 is translocated to B centromere) whose aleurone color genotype is such that on the obtained ears the aleurone colored kernels are about 50 %. Although the B interchange is thus not such that factors of chromosome 3 make their appearance, as in the previous cross, cases of mosaicism for other markers may be detected: precisely, in kernels presenting I (inhibitor for aleurone color), y (white endosperm)

¹ For a description of the several genetic factors involved in color control of the aleurone layer in maize, see EMERSON, BEADLE and FRASER (1935).

A second series involving crosses with TB-9b were made using as seed parent the line Minn. A 158 T which is known to have the c (colorless aleurone) factor on the short arm of chromosome 9. Since, in this crosses, C , in addition to certain other known factors¹, provided by the pollen parent TB-9b, determines anthocyanin color in the scutellum, the seeds obtained may be classified for scutellum color as well as for endosperm color. This also allows the identification of the different genotypic combinations both in the endosperm and in the zygote without resorting to a seedling scoring (Fig. 4). There is also a slight dosage effect (Fig. 5) which on the contrary is marked in the following case.

Another type of crossing involves the same previous seed stock, possessing r (also giving colorless aleurone) and the RR TB-10, an interchange involving chromo-

sectors contrasted to *Y* (yellow endosperm ones), in aleurone colored kernel sectors of *pr* or recessive markers of chromosome 9 in otherwise dominant characters kernels (Fig. 9).

Kernels of several crosses, once classified, have been weighed in samples of 20 or more; from the total weight an average seed value was calculated.

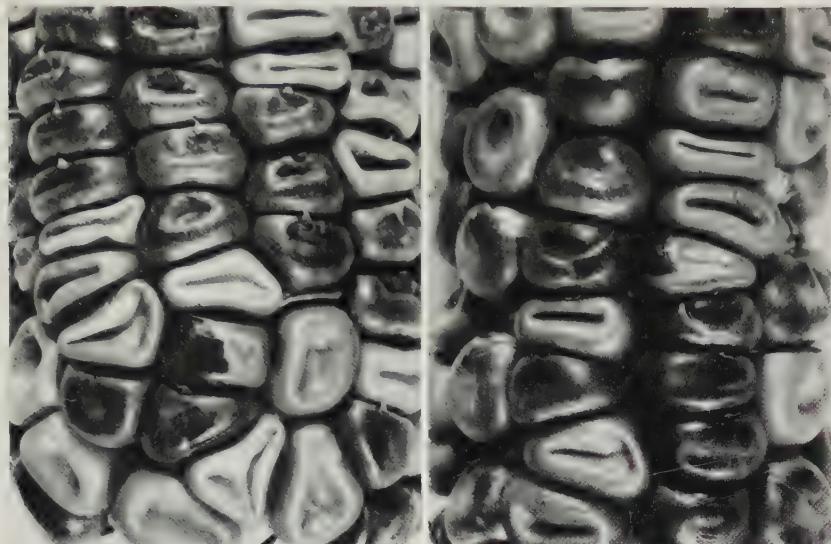


Fig. 2. Crosses of *yg₂* (yellow-green — 2 seedling) *bz* (bronze gleurone) *sh₁* (shrunken endosperm-1) \times TB-9b *Yg₂* *Bz* *Sh₁* (possessing the distal part of short arm of chromosome 9, bearing these factors, translocated to B-centromere) give normal (dark and smooth endosperm) as well as bronze and shrunken endosperm, while the reciprocal cross produces only normal endosperm. As in the case of the sex linked inheritance the basic mechanism has been shown to be due to a "heterogametic" condition determined by non-disjunction of the *B⁰* chromosome in the formation of the two sperm nuclei from the generative nucleus of the pollen grain. Non-disjunction of the *B⁰* chromosome in the first division of the triploid nucleus of the endosperm gives origin to the mosaic kernels visible about in the center of each picture

Results

It is difficult to obtain control data for experiments of the described type since material should be produced with an identical genotypic background but differing for the lack of B chromatin both as *B^A* or normal B chromosomes. However it is known to maize geneticists working with material possessing appropriate genetic markers and in which B chromosomes and/or *B^A* chromosomes are absent that phenomena likely to be attributed to non disjunction are very rare. At any rate data from crosses in which at least B chromatin was practically absent have been secured and may be used as convenient control material.

Since the frequency of B chromosome non-disjunction is strikingly different in different tissues, the data will be presented separately as follows.

Non-disjunction in the second microspore division. As mentioned under "Material and Methods" a dependable estimate of the frequency of such an event may be reached whenever the hyperploid and the hypoploid endosperm and/or sporophyte can be distinguished from the normal one. This may result from appropriate use of marker characters (located on the A chromatin translocated to B centromere region) affecting endosperm and/or sporophyte tissues, as exemplified by the following results.



Fig. 3. When the *bz sh* kernels of the Fig. 2 are planted they give origin to green seedlings only (central row), while the *Bz Sh* kernels yield both normal and yellow green seedlings (fourth row from left). The first row shows *yy₂* seedlings from the seed parent *yy₂ bz sh*, the second one all green seedlings from the cross *TB-9b × yy₂*, while the last row consists of the true breeding stock *TB-9b*. Other information on this behavior in the text and in the cited papers by ROMAN and by BIANCHI



Fig. 4. The main types of kernels obtained by the cross *A 158 cc × TB-9b CC*. Genetical and cytological evidence demonstrate that the kernels are (from left), indicating respectively the constitution of the embryo and/or scutellum and the constitution of the endosperm: *cC + ccC* (normal disjunction of *B⁰*); *c + ccCC* and *cCC + cc* (as a consequence of non disjunction of *B⁰*, followed by combination of the hypoploid and hyperploid sperms respectively in the first instance with egg nucleus and the polar nuclei, in the second instance with the polar nuclei and the egg nucleus); *c + cc* (possibly a consequence of non disjunction of *B⁰* in a previous division, followed by a functioning of the hypoploid generative nucleus which originated two hypoploid sperms)

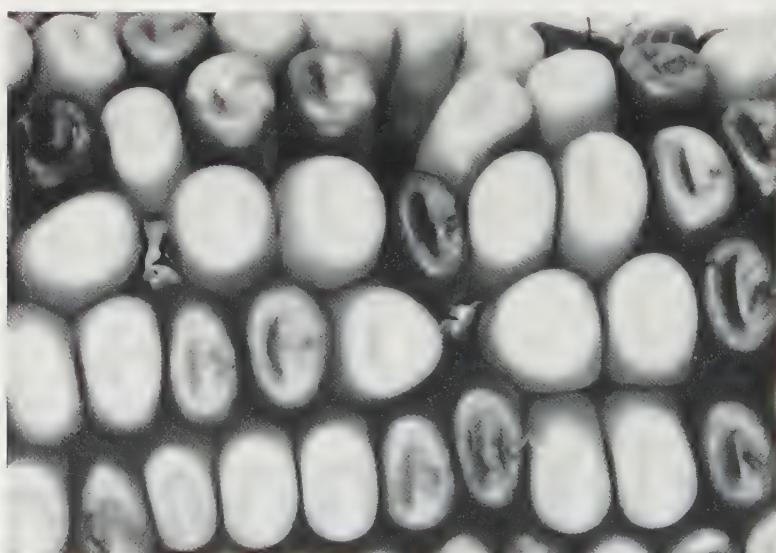


Fig. 5. Ear from the cross *A 158 cc × TB-9b CC* showing, besides the colorless aleurone, two coloured classes: the dark kernels are supposed to be *ccCC*, while the lighter ones should be *ccC*. In the latter type a single non-disjunction of *B⁰* carrying *C* suffices to originate a colorless sectors (two kernels, top, left)

Table 1 summarizes data obtained from the cross $yg_2\,bz\,sh \times TB-9b\,Yg_2\,Bz\,Sh$. In such table the first column reports the year and the row No. of seed parent; from the next columns (excluding the 5th) it is easy to calculate the frequency of non-disjunction and an index of what ROMAN (1948) calls "directed fertilization", that is a prevalence of the union of the hyperploid gamete with the egg. The

Table 1. *Kernel and seedling types from the cross yg₂ bz sh × TB-9b Yg₂ Bz Sh*

Culture	Bz Sh		bz sh		Total	$\frac{n_4}{N}$	Frequency of non-disjunction ± stand. error $\frac{n_2 + n_3}{N}$	Directed fertilization index ± stand. error $\frac{n_3}{n_2 + n_3}$
	Yg ₂	yg ₂	Yg ₂	yg ₂				
	n ₁	n ₂	n ₃	n ₄	N			
56—	100	116	227	10	453	0.018	0.756 ± 0.023	0.661 ± 0.025
57—	130	228	384	43	785	0.055	0.779 ± 0.015	0.627 ± 0.020
59—1118	690	351	488	2	1531	0.001	0.546 ± 0.013	0.583 ± 0.017
60—526	212	223	288	3	726	0.004	0.705 ± 0.017	0.565 ± 0.022
60—24,35	29	31	63	0	123	0.000	0.764 ± 0.037	0.670 ± 0.048
60—24,35 X	195	196	234	3	628	0.005	0.685 ± 0.018	0.545 ± 0.024
Total and average values	1356	1145	1684	61	4246	0.014	0.667 ± 0.007	0.595 ± 0.009

Table 2. *Relation of scutellum color to endosperm color in the cross cc × TB-9b CC*

Culture	Colored endosperm		Colorless endosperm		Total	$\frac{n_4}{N}$	Frequency of non-disjunction ± stand. error $\frac{n_2 + n_3}{N}$	Directed fertilization index ± stand. error $\frac{n_3}{n_2 + n_3}$
	Colored scutellum	Colorless scutellum	Colored scutellum	Colorless scutellum				
	n ₁	n ₂	n ₃	n ₄	N			
59—1061	140	216	97	5	458	0.011	0.684 ± 0.022	0.310 ± 0.026
60—505	2143	2760	4514	390	9807	0.040	0.742 ± 0.004	0.621 ± 0.006
60—506	1299	2029	4122	186	7636	0.024	0.806 ± 0.005	0.669 ± 0.006
60—513	227	460	1041	23	1751	0.013	0.858 ± 0.009	0.693 ± 0.012
60—514	489	615	1626	50	2780	0.018	0.807 ± 0.007	0.726 ± 0.009
60—527	4238	7182	12302	798	24520	0.033	0.795 ± 0.003	0.632 ± 0.003
60—528	2176	2888	5006	311	10381	0.030	0.760 ± 0.004	0.634 ± 0.005
60—535	1864	1847	3776	148	7635	0.019	0.738 ± 0.005	0.672 ± 0.006
60—536	1600	1866	4867	114	8447	0.013	0.797 ± 0.004	0.723 ± 0.005
Total and average values	14176	19863	37351	2025	73415	0.028	0.779 ± 0.002	0.653 ± 0.002

frequency of non-disjunction is occurring in about 2/3 of the pollen grains. However, some environmental factors seem to affect such event: in fact in 1959 it occurred in 54.6% of the pollen grain, and in the same 1960, the row 526 showed lower non-disjunction rate than the rows 24,35 grown in different fields. Moreover the same row 60—24,35 X, which was fertilized by pollen which received 1800 roentgen also presented lower frequency of non-disjunction as compared with its control (60—24,35). However radiation, efficient as it may be in rearranging maize chromosomes, does not seem to affect greatly directed fertilization, under the present conditions.

Although the preferential combination of the hyperploid gamete with the egg nucleus is always clear from the last column, the directed fertilization index is variable: again, possibly as a consequence of environmental factors.

Table 2 permits one to obtain similar information on the basis of the effects of C , c pair factors on aleurone and scutellum color. While a certain variability exists among the various rows of 1960 material, both the frequency of non-disjunction and the index of directed fertilization are significantly lower in 1959 crop.



Fig. 6. Ear from the cross A 158 *rr* \times TB-10 *RR* showing, besides the colorless class (*rr*-), two coloured types: the mottled aleurone is *rrR*, while the self-coloured one is *rrRR*

Since the data reported in Table 1 and 2 refer to the same TB-A pollinator stock, while the seed parent varies, a comparison between pertinent data shows that the latter may affect the frequency of the different kernel classes and so shift especially the values of the directed fertilization index.

Table 3 summarizes analogous data from crossing A 158 T *rr* \times TB-10 *RR*. Again the frequency of non disjunction, and in this case for a different TB-A stock, tends to be higher in 1960.

Table 4 presents some data from the cross A 158 T *ss* \times TB-4 *SS*. Crossing the latter on a *su su* stock, 871 sugary kernels



Fig. 7. Ear from the cross *su su* \times TB-4 *Su Su*: several kernels are *su* as a result of non-disjunction of B^4 and of fertilization of the polar nuclei by the hypoploid sperm nucleus. Two *Su* kernels show colorless sectors, likely, too, because of non-disjunction of chromosomes (other than 4) affecting pigment formation in the aleurone layer

have been obtained out of a total of 1882, i. e. a percent of 46.3 *su* kernels. Since this class corresponds to the n_2 class of Table 4 which represents 10.5% of the total, again it is found that the frequency of the chromosomal combination, consequent non-disjunction, and directed fertilization may be modified according the constitution of the seed parents.

Table 3. Kernel types from the cross *rr* × *TB-10 RR*

Culture	Colored aleurone		Colorless aleurone (<i>rr</i>)	Total	Frequency of non-disjunction ± stand. error $\frac{n_2 + n_3}{N}$	Index of directed fertilization ± stand. error $\frac{n_3}{n_2 + n_3}$
	mottled (<i>Rrr</i>)	self (<i>RRrr</i>)				
	<i>n</i> ₁	<i>n</i> ₂	<i>n</i> ₃	<i>N</i>		
59—1061	386	154	977	1517	0.740 ± 0.011	0.864 ± 0.010
60—513	57	234	501	792	0.928 ± 0.009	0.682 ± 0.017
60—514	331	306	1067	1704	0.806 ± 0.009	0.777 ± 0.011
60—527	175	137	353	665	0.737 ± 0.017	0.721 ± 0.017
60—528	218	267	856	1341	0.838 ± 0.010	0.762 ± 0.013
60—535	185	562	1189	1936	0.904 ± 0.002	0.679 ± 0.011
60—536	176	191	618	985	0.822 ± 0.011	0.762 ± 0.015
Total and average values	1528	1851	5561	8940	0.831 ± 0.004	0.750 ± 0.005

Table 4. Kernel types from the cross *ss* × *TB-4 SS*

Culture	Large kernel		Small kernel, colored scutellum (<i>SSs</i>)	Total	Frequency of non-disjunction ± stand. error $\frac{n_2 + n_3}{N}$	Index of directed fertilization ± stand. error $\frac{n_3}{n_2 + n_3}$
	Colored scutellum (<i>Ss</i>)	Colorless scutellum (<i>s</i>)				
	<i>n</i> ₁	<i>n</i> ₂	<i>n</i> ₃	<i>N</i>		
60—514	59	64	315	438	0.865 ± 0.016	0.831 ± 0.019
60—513	175	214	944	1333	0.869 ± 0.009	0.815 ± 0.011
60—528	360	408	1130	1898	0.810 ± 0.009	0.735 ± 0.011
Total and average values	594	686	2389	3669	0.838 ± 0.002	0.777 ± 0.007

Non-disjunction in divisions preceding the second microspore mitosis. Tables 1 and 2 present, under the column of the *n*₄ class, kernels showing both endosperm and scutellum or seedling characters recessive. Although such class is scarcely represented (1.4 and 2.7% respectively in the two series of crosses) it is consistent. This class may have originated following one or more of these events: (a) mutation, which could account, however, to a very limited extent for the phenomenon, since in the case of the data of Table 1 it is necessary to postulate a simultaneous mutation of three distinct loci, *yg*₂, *bz* and *sh*; (b) contamination, i. e., in our case, self pollination, which, however is to be excluded, because of the male sterility of the seed parent entering in the cross of Table 2; (c) parthenogenetic development or an undetermined apomixis: there is no available indication of the rate of similar phenomena in the present material. However, from other crosses the total of the events (a), (b) and (c) may be calculated to be about 0.16% (actual data 7/4389). Consequently the *n*₄ class is considered to be essentially and simply the result of a non-disjunction occurring very likely in the first microspore division and keeping the B^A or A chromosomes in the vegetative nucleus (For A chromosomes non-disjunction, as well as discussion of these findings, see also below).

Non-disjunction in endosperm. Although non-disjunction in presence of B chromatin is obvious and promptly detectable when occurring in microspore divisions, it is also demonstrable under other circumstances.

Table 5 shows the frequency of sectoring for the following endosperm phenotypes: *Bz Sh*, *bz sh*; *Su*, *su*, while Table 6 presents rates of kernels showing

Table 5. Frequency of endosperm chimeras in two different crosses

bz sh × TB-9 b Bz Sh				su × TB-4 Su			
Family	Bz Sh endosperm	Endosperm chimeric for Bz Sh and bz sh		Family	Su endosperm	Endosperm chimeric for Su and su	
		n	%			n	%
60-24, 35, 48	351	2	0,57	60-525 A	1009	2	0,20
59-1118	965	4	0,41				
60-526	3234	35	1,08				
Total and average values	4550	41	0,90				

Table 6. Chimeras in endosperm with normal or hyperploid chromosome complement from the cross
cc × TB-9 b CC

Family	Colored aleurone and scutellum (normal chromosome complement)			Hyperploid (colored) aleurone and hypoploid embryo (colorless scutellum)		
	Aleurone uni- formly colored	Aleurone chimeric for color		Aleurone uni- formly colored	Aleurone chimeric for color	
		n	%		n	%
60-505	2061	82	3.83	2720	40	1.45
60-506	1217	82	6.31	2005	24	1.18
60-513	215	12	5.29	453	7	1.52
60-514	468	21	4.29	607	8	1.30
60-527	3929	309	7.29	7093	89	1.24
60-528	2073	103	4.73	2848	40	1.38
60-535	1769	95	5.10	1817	30	1.62
60-536	1497	103	6.44	1839	27	1.45
Total and average values	13229	807	5.75	19382	265	1.35

Table 7. Rate of endosperm chimeras in material in
which B chromatin is absent

Family	Endosperm genotype	No. of normal kernels	Kernels chimeric for characters of the 2nd column	
			n	%
59-1101, 2, 3	Bz Sh/bz sh	9570	2	0.02
60-28	Bz Sh/bz sh	1283	1	0.08
59-1124	Pr/pr	5546	3	0.05
59-1124	A ₁ Sh ₂ /a ₁ sh ₂	5517	32	0.58
56—various	Su/su	31800*	12	0.04
idem	Pr/pr	1955**	1	0.05
idem	Wx/wx	20250*	1	0.005

* Estimated from 159 ears.

** Estimated from 10 ears.

both in aleurone and in scutellum) indicates of one rather than two B⁹ chromosomes. This is expected since in the latter

endosperm partially colored and partially colorless. The types of the crosses involved are indicated in each case and the frequencies are calculated on the basis of the non-hypoploid endosperm class or of either of the two hypoploid subclasses, since the ratio of the two main types within such class following non-disjunction and directed fertilization is varying and in some case unknown, as seen, as a consequence of both these phenomena, while, as in the case of Table 6, they may be recognized.

As a control series, data reproducing mosaic rates in material devoid of B chromatin are reported in Table 7.

The chimera rates are obviously higher in the case in which B chromatin is present. This is true, by and large, in an absolute sense, although, of course, the difference becomes more apparent comparing the rates of the corresponding types of chimera.

Table 6 deserves special attention since it shows a lower rate of chimeric aleuronones for those endosperms in which the phenotype of the kernels (color present the presence in the endosperm

case, to produce chimeric tissues, a simultaneous non-disjunction of two B^9 chromosomes is necessary. However, it is also evident that if the sectoring of the endosperm should be accounted for only by the non-disjunction of the B^9 chromosomes, and if the two B^9 chromosomes undergo non-disjunction independently the lower frequency should be simply the square of the higher one. Clearly this is not the case, as suggested merely by an inspection of Table 6. There is, then,

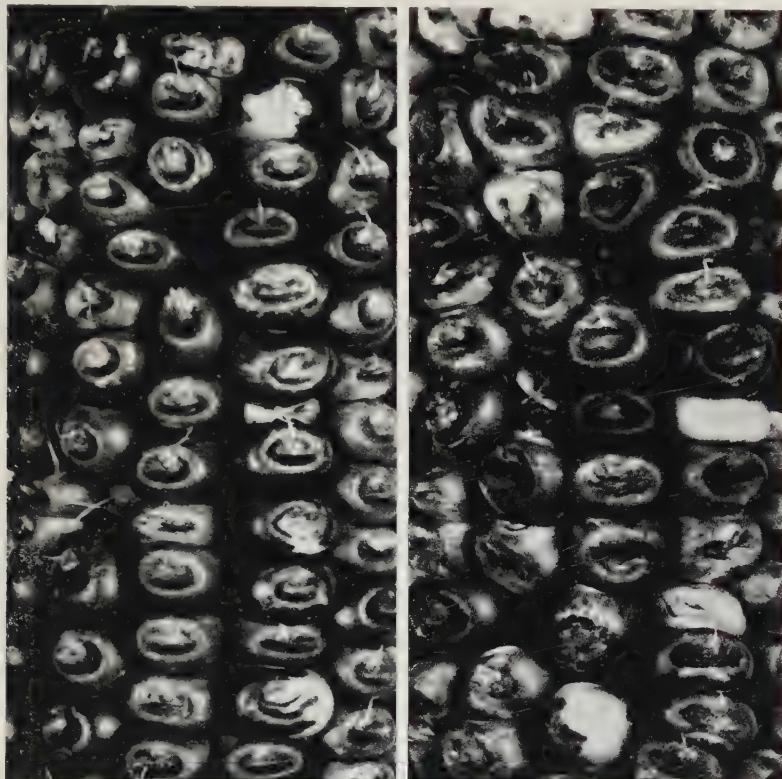


Fig. 8. Ears from the cross A 158 \times TB-4: several kernels show colorless sectors. It is likely that this is largely due to non-disjunction of chromosomes bearing color factors in presence of B type chromosomes

an interaction either between the two B^9 chromosomes in the sense that when one of them is not undergoing regular disjunction, the second may be likely also to undergo non-disjunction or in general the presence of B chromatin may result in mechanisms which produce non-disjunction of any other chromosome, and so, also B chromosomes. Although there are no data at hand excluding the first possibility, there are strong indications that the second phenomenon is occurring in maize endosperm.

This is clearly suggested by the data included in Table 8 which presents the frequency of color chimeras from various crosses that are not expected to give rise to sectoring since the B^A chromosomes involved are not carrying dominant color factors for which the seed parent possess, on the contrary, the corresponding recessives. In fact, while the TB-A pollinator stocks of Table 8 are homozygous

Table 8. Rates of aleurone chimeras for markers not present in the B^A chromosomes and thus denoting a non-disjunction of A chromosomes carrying dominant color factors

Cross							
A 158 × TB-4			A 158 × TB-3				
Culture	Total kernels scored	Aleurone chimeric for color		Culture	Total kernels scored	Aleurone chimeric for color	
		n	%				
60-505	291	3	1.03	60-527/521	9815	65	0.66
60-506	190	9	4.73	60-527/521	4556	73	1.60
60-512	23	0	0.00	60-527/523	8094	118	1.46
60-513	5067	65	1.29	Total and average values	22465	256	1.13
60-514	10084	104	1.03				
60-527	266	6	2.26				
60-528	8180	109	1.33				
Total and average values	26803	296	1.10				

for all dominant color factors, the seed parent A 158 is recessive at least for the loci r and c . Consequently the color chimeras reported in Table 8, where results of crossing TB-4 and TB-3 on A 158 are summarized, indicated that non-disjunction of the chromosome 9 and 10 provided by the pollen and carrying R and C at least occur with significant frequency (Fig. 8).

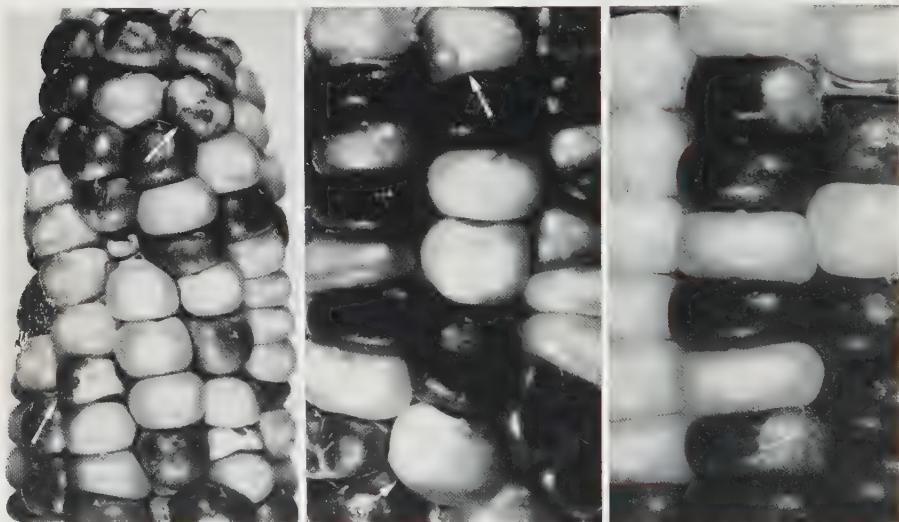


Fig. 9. Cases of endosperm mosaics in ears from the cross $pr/pr, Y/y, I Bz Sh Wx/C bz sh wx \times TB-3$. At left the coexistent tissues are: $Bz Sh, bz sh$ (arrow at the bottom) and $Bz Sh bz Sh$ (arrow at the top); at the center Y, y ; and Pr, pr at right. Similar findings suggest that the B chromatin affects non-disjunction of various units of the chromosome complement

A striking demonstration of the correctness of such an interpretation (since some mutagenic process could be also invoked) is provided by results obtained in crosses of TB-3 $YY, Pr Pr, Bz Bz Wx Wx$ on plant homozygous or heterozygous for the corresponding recessives (Fig. 9).

Table 9. *Chimeras for genetic markers located in chromosomes other than 3 involved in the interchange present in the pollinator stock (TB-3)*

Culture	Chimeras <i>Bz Wx-bz wx</i>		Chimeras <i>Bz-bz</i>		Chimeras <i>Pr-pr</i>		Total number of kernels	Chimeras <i>Pr-pr</i>		Total number of kernels
	n	%	n	%	n	%		n	%	
60-501	74	0.341	28	0.129	78	0.360	21655	24	0.338	7099
60-502	119	0.370	50	0.156	99	0.308	32114	43	0.502	8569
60-501/523	15	0.635	4	0.185	8	0.338	2362	3	0.320	936
60-502/523	13	0.412	3	0.095	10	0.317	3153			

Table 9 shows that not only are there present chimeras for the first two markers, but also for the other two linked markers. The fact that the latter form the majority of joint multiple chimeras rules out the mutagenic origin of the same. Moreover, the fact that the chimeras for single marker of chromosome

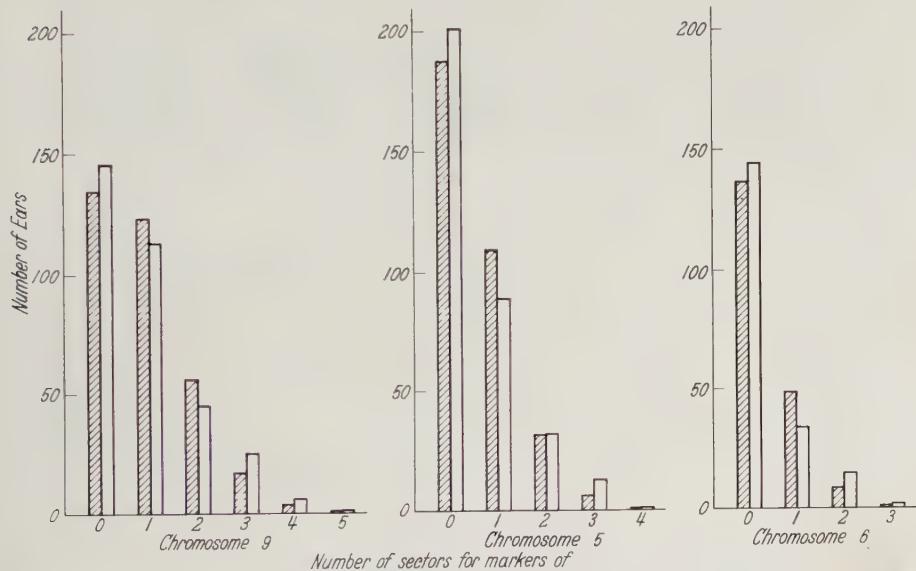


Fig. 10. Actual (plain columns) and theoretical (dashed columns) frequencies of ears showing zero, one or more chimeras for markers of chromosome 5, 6 and 9 in ears obtained from plants possessing such markers and fertilized by TB-3 pollen

9 are 28% ($0.143/[0.143 + 0.372]$) of the total chimeras for markers of this chromosome, not only confirms the mentioned interpretation but also is expected since the recombination between *Bz* and *Wx* is known to be about 28 map units.

Incidentally this is a mapping of chromosome markers by means of somatic analysis of heterozygous tissues.

The representations of Fig. 10 compare for each type of chimeras observed the distributions of the frequencies of ears showing zero, one or more sectors with the theoretical distributions expected on the basis of the average sector value per ear and on the assumption that the distributions are of Poisson type. While the two confronted distributions are somewhat similar, a χ^2 test shows that the

theoretical and the actual distributions are significantly different (χ^2 for chromosome 5, 6 and 9 markers are respectively 11.44—10.34 and 9.12; for 2—1 and 3 degrees of freedom they are clearly significant: $P \cong 0.035$; $\cong 0.015$ and $\cong 0.028$).

The variance in a Poisson distribution is the same as the mean. In our cases the variances are 1.39—0.70 and 2.74, while the means are 0.58—0.36 and 0.91, again respectively for markers of chromosome 5,6 and 9; which confirms their deviation from the Poisson type distribution. It is interesting that the great deviations, as recognizable also from a simple inspection of the graphs, are to some extent, regular: in fact, in all three cases there is an excess of sectoring both at left and at right of the distributions, while, a deficiency is found in the one or one and two sectors per ear classes, the central ones.

It should be noted, finally, that although the frequency of detectable "induced" non-disjunction may seem low, actually this is, at least partially a consequence of the genotypical composition of the endosperm in which the phenomenon is observable. Since the triploid endosperm nucleus contains two identical sets of chromosomes from the female parent, the non-disjunction of either of the two chromosomes of maternal origin homologous to the paternal one bearing the dominant markers has obviously no visible effect. Namely it is quite likely that the frequency of non-disjunction for a given chromosome in endosperm development is three times as high as the reported value.

Table 10. *Frequency of color chimeras involving different areas of aleurone*

Cross and kernel type	Total kernels	Extension of colorless aleurone					
		$1/2$		$1/4$		$1/8$	
		n	$\%$	n	$\%$	n	$\%$
A 158 \times TB-4	26803	59	2.17	121	4.47	144	5.28
A 158 \times TB-9b: hyperploid endosperm (two B ⁹ chromosomes)	19229	96	0.49	86	0.44	83	0.42
A 158 \times TB-9b: normal endosperm (one B ⁹ chromosome)	13229	390	2.78	202	1.44	215	1.53
A 158 \times TB-3	22465	61	0.27	110	0.49	85	0.38

So far all the detectable and clearly recognizable chimeras were taken into consideration, regardless of their size. However, for the case in which their number and frequency were sufficiently high, an attempt has been made to classify the chimeras in three groups, according to their extension: i. e. $1/2$, $1/4$ and $1/8$ approximatively of the endosperm. Similar data, are condensed in Table 10 and may be of use in studying the rate of occurrence of non-disjunction in different phases of endosperm development. Comparing the three chimeric classes in the different crosses a heterogeneity of behaviour seems obvious (Fig. 11).

In the case of the cross involving TB-4 the frequency of chimeras is increasing passing from large to small colorless aleurone sectors, while in the cross with TB-3 the different size sectors are equally represented: within the same cross A 158 \times TB-9b the difference between endosperms possessing two B⁹ and those having one B⁹ chromosome is also clear.

Non-disjunction in sporophyte. It has been possible to detect it easily in heterozygotes for the pair of alleles yg_2 , Yg_2 when the latter is carried by B⁹ and

crosses are performed on seed parents possessing recessive endosperm markers located in the distal segment of short arm of chromosome 9, as described above.

Table 11 presents some data indicating that, although at a low rate, non-disjunction does occur in sporophytic tissues when B chromatin is present. A similar conclusion was been already drawn by BIANCHI and CONTIN (in press). The fact that the number of yellow-green streaks in different leaves is fairly constant in a given chromosome combination seems to suggests that the non-disjunction rate is similarly constant at least in the mitoses occurring during the



Fig. 11. Non-disjunction of the B^9 chromosome bearing the C factor in a ccC endosperm, in the first or a subsequent division of the triploid cell obtained from the fusion of the polar nuclei with generative nucleus possessing the B^9 chromosome

Table 11. Sectors of yellow green tissues in seedlings heterozygous for alleles of the yg_2 locus with dominant factors on a regular chromosome 9 or on one-two B^9 chromosomes. At the bottom are reported sectors of yellow green tissues in seedlings yg_2/Yg_2 with normal chromosomes 9 but possessing 0—1—2 of B^9 chromosomes

Chromosome complement	Culture	Total seedlings	Chimeric seedlings $\frac{1}{2} Yg + \frac{1}{2} yg$		Average number of sectors \pm standard error		
			n	%	2 ^a	3 ^a	4 ^a
Normal	60—24	188	0	0.0		0.4 ± 0.2	0.0
	60—27	526	0	0.0		0.2 ± 0.1	0.0
	60—35	234	0	0.0		0.0	0.1 ± 0.1
	60—28	572	0	0.0		0.0	
	60—24	786	0	0.0			
One B^9 chromosome	60—24,35	28	1	3.6			
	60—526	211	1	0.5		1.0 ± 0.2	0.8 ± 0.3
	59—1118/1117	690	5	0.7		0.4 ± 0.2	0.6 ± 0.2
	59—1118/1117					0.9 ± 0.3	1.4 ± 0.2
	59—1118/1117					1.2 ± 0.4	1.2 ± 0.3
	59—1118/1117					1.0 ± 0.2	1.3 ± 0.3
	60—24,35					0.7 ± 0.3	
	60—24,35				1.2 ± 0.7	1.0 ± 0.3	1.0 ± 0.9
	60—526	288	0	0.0		0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1
Two B^9 chromosomes	59—1118/1117	489	0	0.0		0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.2
	59—1118/1117					0.0	0.3 ± 0.2
	59—1118/1117					0.3 ± 0.2	0.1 ± 0.1
	59—1118/1117					0.2 ± 0.2	0.8 ± 0.4
	60—24,35	63	0	0.0		0.6 ± 0.3	
	60—24,35				0.2 ± 0.1	0.6 ± 0.2	0.0
	60—50	102				0.4 ± 0.1	
0—1—2 B^9 chromosomes	60—50	68					0.2 ± 0.1

formation of some leaves, although not, of course, necessarily throughout all the sporophyte development. In fact, for instance, the frequency of non-disjunction at the first division of the zygotic cell is of the order of 1%, on the basis of seedlings $1/2\text{Yg}$ and $1/2\text{yg}$. Since in the examined leaves the ratio between the yellow-green area to the leaf blade surface is much lower¹, a variable non-disjunction

Table 12. Weight in cg of the main types of kernels from the cross *cc* \times *TB-9b CC*

Ear No.	Colored endosperm		Colorless endosperm, colored scutellum
	Colored scutellum	Colorless scutellum	
60-535-19	11.57	11.72	11.97
60-535-22	9.85	9.75	9.41
60-535-24	12.62	12.46	12.43
60-536-7	8.63	8.52	8.34
60-536-8	8.52	8.69	8.47
60-536-4	10.40	10.25	10.03
60-536-1	7.58	7.78	7.51
60-535-18	11.51	10.90	11.34
60-535-17	10.00	9.90	9.63
60-535-10	9.90	9.72	9.33
60-535-11	8.24	8.01	8.04
60-535-9	9.61	9.99	10.02
60-535-8	7.26	7.22	7.34
60-535-7	9.84	9.91	9.58
60-535-1	9.84	9.63	7.37
Averages	9.69	9.63	9.52

Analysis of variance

Source of variation	Sum of squares	d.f.	Mean square	F	P
Ears	90.69	14	6.48	197.51	<0.01
Kernels	0.22	2	0.11	3.42	$\simeq 0.05$
Error	0.92	28	0.03		
Total	91.83	44			

Table 13. Weight in cg of the main types of kernels from the cross *rr* \times *TB-10 RR*

Ear No.	Colored kernel		Colorless kernel
	Self	Mottled	
60-528-2	15.9	16.0	14.2
60-528-1	19.1	18.5	17.6
60-528-3	20.7	22.7	21.4
60-528-4	11.9	12.3	10.4
60-536-1	7.1	8.3	6.8
60-536-2	24.8	26.9	20.2
60-536-3	15.6	16.3	16.2
60-536-4	21.2	21.2	20.4
60-536-6	9.7	10.5	8.8
60-536-7	13.5	13.5	12.4
60-527-2	27.3	29.8	28.2
60-527-4	12.1	13.7	13.2
60-535-9	26.0	25.5	24.5
60-535-7	8.4	8.3	7.6
60-535-5	20.5	19.7	19.8
60-535-8	15.3	15.6	13.6
60-535-6	22.0	19.2	20.4
60-535-3	7.7	8.6	7.2
60-535-2	12.5	12.3	10.4
60-535-1	12.8	10.9	11.8
Averages	16.2	16.5	15.3

Analysis of variance

Source of variation	Sum of squares	d. of f.	Mean squares	F	P
Ears	2162.53	19	113.82	118.56	<0.01
Kernels	16.73	2	8.36	8.71	<0.01
Error	36.54	38	0.96		
Total	2215.80	59			

rate must also be postulated. Accordingly, BLACKWOOD (1956) on the basis of cytological studies, concluded that, although irregularities in B chromosome behavior are infrequent in somatic cells, the same seem to occur in the seedling stage rather than at later stages of development (Fig. 12).

The influence of different chromosomal segments on kernel size. As reported above in some crosses it is possible to distinguish the three different kernel classes corresponding to the different chromosome complements: hypoploid, normal and hyperploid. They may be used in studying gene dosage. Besides what has been mentioned in connection with the aleurone pigmentation (and which confirms

¹ Based on measurements of 11 seedlings with one B^9 chromosome and of 23 seedlings with two B^9 chromosomes such ratio has been found to be respectively for leaf no. 4: 0.0091 and 0.0009; for leaf no. 3: 0.0026 and 0.0003.

common knowledge behavior for maize geneticists), the influence of given chromosome segments on endosperm development may be clarified. Table 12 presents the weight of the three kernel classes recovered from the cross A 158



Fig. 12. Non-disjunction of the B^9 chromosome bearing the Yg_2 factor in yy_2 , Yg_2 individuals in the first (at left and right) or subsequent (at the center) zygote mitosis originates seedlings partly normal green and partly yellow-green

$cc \times TB-9b\ CC$. The analysis of variance suggests that there is not a clearly significant difference ($P \geq 0.05$) among such classes, although the hypoploid endosperm tends to be lighter than the normal and the hyperploid ones.

Table 13 shows on the contrary that the former class is significantly lighter than the latter ones, when the chromosome 10 segment of TB-10 is involved, even if the difference is not very great.

Finally Table 14, obtained from data of kernels of the cross $ss \times TB-4\ SS$ indicates that here not only significant but also large differences are detectable among kernels hypoploid, normal or hyperploid for about $\frac{3}{4}$ of the short arm of chromosome 4.

Since the extension of this segment as measured in pachynema (ROMAN and ULLSTRUP 1951), is practically the same as that of the two previous cases (TB-9b and TB-10), the conclusion cannot be avoided that some chromosome segments are more specifically responsible for endosperm development than others. A similar conclusion can be drawn also from the comparison of TB-1a and TB-1b. In both cases, chromosome segments of the same size are dealt with. However, while in the first case, as already found by ROMAN and ULLSTRUP (1951) the difference between the hypoploid kernels and the other ones is obvious (Figs. 13 and 14) in the case

Table 14. Weight in cg of the main types of kernels from the cross $ss \times TB-4\ SS$

Ear No.	Large kernel		Small kernel, colored scutellum
	Colored scutellum	Colorless scutellum	
60-514-18	14.8	20.0	9.2
60-513-6	12.5	14.3	8.0
60-513-13	14.2	15.3	9.9
60-513-15	15.5	17.0	8.2
60-528-8	16.6	28.8	10.0
60-528-10	14.2	16.1	8.7
60-528-15	16.1	18.1	11.6
60-528-21	19.9	22.1	11.7
Average	15.47	18.96	9.66

Analysis of variance

Source of variation	Sum of squares	d. of f.	Mean square	F	P
Ears	122.97	7	17.56	3.04	~ 0.05
Kernels	353.17	2	176.56	30.65	< 0.01
Error	80.58	14	5.76		
Total	556.72	23			



Fig. 13. The typical segregation for small seeds resulting in ears fertilized with pollen carrying TB-1a: the different size of the kernels is apparent on the ear (top) or after shelling (normal, lower left; small, lower right)



Fig. 14. The normal and the small seeds obtained from ears as that of Fig. 13, in which the fertilizing pollen carried the TB-1a, when planted separately, result in different groups of seedlings. The small seeds have hypoploid endosperm, but hyperploid embryo: so they give rise to normal seedlings (they show a retardation, however, due to slower germination; left sample). From the normal seeds two classes of seedlings are obtained: the seedlings which have narrow leaves and reduced stature, are derived from the kernels possessing hyperploid endosperm and hypoploid embryo; others seedlings which are normal have sprouted from kernels having a normal chromosome complement both in endosperm and in embryo (following normal disjunction; right sample). The samples in this figure, as well as that of Fig. 12, were successfully obtained by germinating the seeds merely put on Petri dishes whose bottom was covered with cotton kept constantly wet

of TB-1b the differentiation is not so marked although heterogeneity in kernel size is detectable (Fig. 15).

A specific role of short arm of chromosome 4 in endosperm development is indicated also by the relatively high frequency with which defective endosperm factors are detected as linked to *su* (BIANCHI 1957b; P. C. MANGELSDORF, person. comun.).

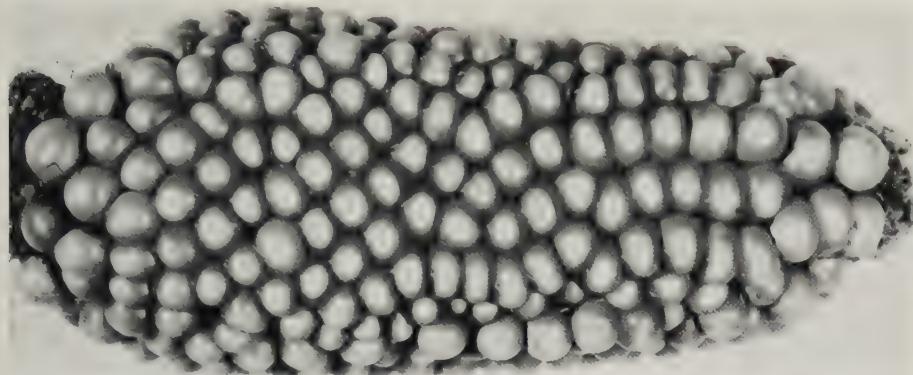


Fig. 15. Ear from self-pollination of a plant homozygous for TB-1b. Although the translocated segment is of the same extension of that involved in TB-1a, the hypoploid endosperm is not reduced so markedly in size as the correspondent hypoploid endosperm obtainable in ears in which the former is involved (cfr. Fig. 13)

Discussion

The considerable amount of data reported in this work provides some factual information on the mechanics of the B chromatin, and on their influence on A chromosome disjunction, as well as on the relative importance of different chromosome segments on endosperm development. Serious consideration is deserved with respect to two points, which will be discussed here, and which are relevant one mainly from a basic standpoint, the other one for a possible application in maize breeding, and possibly in plant breeding whenever analogous findings should be obtained.

The first main point deals with the demonstrated influence of the B chromatin with non-disjunction of A chromosomes. In other words, when present in a nucleus B chromatin not only may undergo non-disjunction for a whatever reason, but also is capable of causing, again by an unknown mechanism, non-disjunction of A chromosomes. Although specific evidence for recognizing the involved structures and/or the pertinent mechanisms are not at hand, some circumstantial indication as well some unquestionable analogy should be taken into serious consideration. It has been proven that the abnormal chromosome 10 (known as possessing an extra segment with large block of heteropycnotic chromatin) controls the formation of neo-centromeres in other knobbed chromosomes and consequently, in appropriate conditions, a preferential segregation (RHOADES 1952; EMMERLING 1959). EMMERLING (1958) has also demonstrated that such an abnormal 10 also is undergoing non-disjunction. This finding seems to support the hypothesis of TING (1958) that abnormal 10 arose from a B-10 translocation. In any case the similarity of behavior between B chromosome and abnormal 10, as to disjunction processes, seems unquestionable, with, however, the important

exception of the high rate of non-disjunction of B chromosome in the microspore second mitosis, which is not paralleled by a corresponding aberrant behavior of abnormal 10. This, nevertheless, may be accounted for the unavoidable selection against factors favoring non-disjunction of abnormal 10 in microspore mitoses, because of its deleterious consequences on the balance of the zygotes being formed. Once a similarity of behavior is recognized, a common physical basis may be looked for. Irrespective of the structural characters, common to the B chromosomes and to the extra segment of abnormal 10 (RHOADES 1955, TING 1958), an unquestionable physical denominator that is shared by the two cytological entities is an abundant load of heterochromatin. This "great unknown" of modern genetics has been indicated by McCLINTOCK (1951) as an important constituent of those nuclear factors ("controlling elements" in her language) that can control the time and the place of certain events in the nucleus. There is no serious difficulty in ascribing to the heterochromatin of B chromosomes a role of "controlling element" in the sense of an undefined but nevertheless undeniable capacity in mastering, to a given extent, the destiny of the A chromatin as well as their own.

Interrelationships, moreover, between B chromatin and non-disjunction are also suggested by the finding of ROMAN (1949) that the B⁴ chromosome underwent non-disjunction rarely in microspores lacking the 4^B possessing the heterochromatic segment derived from the B chromosome. Of course all this does not rule out other factors and/or structures affecting in someway disjunction.

The second important consideration descends from the finding that in the case of TB-4, not only as in other similar cases, the hypoploid endosperm is reduced, more or less significantly in comparison with the other two endosperm classes, but also, within such two classes, the hyperploid one is significantly superior to the normal one. Table 14 shows that not only the subtraction of a B⁴ chromosome to the normal chromosome complement may reduce about 1/3 the weight of the kernel, but also that *the mere adding of the same B⁴ to the normal chromosome set increases of about 20% the weight of the kernel*. The importance of similar finding in maize breeding is obvious. If the behavior is not restricted to a specific inbred line, as A 158T, and if the consequences of such hyperploidy are manifest also in ears with kernels all uniformly hyperploid, it is expected that an appropriate use of a duplication of the distal part of short arm of chromosome 4 could abruptly increase the yield of lines and hybrids. Of course an immediate use of B⁴ chromosome is unadvisable because of its frequent non-disjunction which originates, as seen, not only larger hyperploid kernels, but also smaller hypoploid ones. Also, it should be taken into consideration the fact that actually we may obtain just an increase of kernel or endosperm size, not necessarily of the total yield, for instance, through a decrease in the kernel number pro ear. Nevertheless it is worth noting that appropriate operations of "chromosome engineering" may result in significantly improved stocks. Since, as demonstrated by ROMAN (1949), B⁴ undergoes regular disjunction when 4^B is absent, the main steps in such "engineering" are suggested as follows: (a) crossing of TB-4 on inbred lines to be improved in their endosperm size; (b) scoring of kernels on the hybrid ears to detect heterogeneity in their size of the type found in crosses with A 158 (if

the color factors combination is such as to permit detecting, among the large kernels, those having the hyperploid endosperm, f. i., utilizing factor as S_1 , s_1 , the screening of the material is greatly facilitated); (e) planting of the small seeds that are supposed to be of this constitution as to chromosome 4: 4, 2 B^4 , 4^B ; (d) self-pollination of such plants, which should give rise, among other chromosomal combinations, to the following: two 4, two B^4 . This chromosome complement should present the endosperm size increased as expected, and their B^4 chromosome should behave regularly because of the absence of 4^B . Of course the new inbred line can be crossed with similar lines as to the chromosome complement, as well as with lines having regular chromosome set; both as seed parent or as pollen parent. It is obvious however, that in the case a double cross is designed, it is preferable that, unless all four parent lines possess B^4 chromosomes, such chromosomes should be present in two lines entering in one of the single crosses.

Acknowledgements. This work has been made possible mainly thanks to a financial support of Comitato Nazionale Energia Nucleare, Roma and of Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma. The Authors are also grateful to Mr. A. GHIDONI, student of the senior author, for his help in obtaining data for this painstaking work.

The critical reading of the manuscript by Dr. P. C. MANGELSDORF, Harvard Univ., Mass., and by Dr. O. NELSON, Purdue Univ., Lafayette, Ind., as well as by Dr. W. C. GALINAT, Bussey Institution, Harvard Univ., Mass., is also gratefully acknowledged.

Summary

By using appropriately interchanges between A and B chromosomes in maize it has been possible to reach the following conclusions, chiefly on the basis of genetical experiments:

1. non-disjunction of B^A chromosomes in the second microspore mitosis is greatly influenced by environmental conditions;
2. different B^A chromosomes undergo different rates of non-disjunction: B^{10} , B^4 and B^9 chromosomes show, under the same field conditions, decreasing values of such event;
3. following non-disjunction in the above mentioned mitosis, the "directed fertilization", that is the tendency of the hyperploid sperm to unite with the egg nucleus rather than with the polar nuclei, is greater for B^4 and B^{10} , as compared with B^9 ;
4. while non-disjunction in the mentioned mitosis may occur in 70% of the generative nucleus of microspore or more, according to genotype and environmental conditions, as mentioned above, the same phenomenon, although at a very much lower rate, does occur both in endosperm and sporophyte tissues;
5. the presence in the nucleus of B chromatin may not only result in non-disjunction of B^A chromosomes, but also may cause non-disjunction of other A chromosomes;
6. kernels differing in B^A chromosome endowment may greatly differ in endosperm size, as well as in the size of the plant derived from them;
7. the points (5) and (6) are specifically discussed respectively from the point of view of basic mechanisms of genetic control of nuclear behavior and of application in maize breeding.

References

BIANCHI, A.: Mitotic disjunction and non-disjunction in the case of interchanges involving the B-type chromosomes. *Maize Gen. Coop. News Letter* **31**, 41—42 (1957a).

— Defective caryopsis factors from maize teosinte derivatives. I. Origin, description and segregation. *Genetica Agraria* **7**, 1—38 (1957b).

— Le traslocazioni fra cromosomi A e cromosomi B nel mais: loro uso nello studio della mutabilità. *Genetica Agraria* **12**, 337—354 (1960).

— and M. CONTIN: The use of interchanges involving A and B chromosomes in studying artificial mutagenesis in maize. Report presented at the Symposium on the effects of ionizing radiations on seeds and their significance for crop improvement, Karlsruhe, August 1960 (in press).

BLACKWOOD, M.: The inheritance of B chromosomes in *Zea mays*. *Heredity* **10**, 353—366 (1956).

DARLINGTON, C. D.: Chromosome botany. London: Allen and Unwin (1956).

—, and M. UPCOTT: The activity of inert chromosomes in *Zea mays*. *J. Genet.* **41**, 275—296 (1941).

EMERSON R. A., G. W. BEADLE and C. FRASER: A summary of linkage studies in maize. *Cornell Univ. Agric. exp. Sta. Mem.* **180**, 1—83 (1935).

EMMERLING, M. H.: Evidence of non-disjunction of abnormal chromosome 10. *J. Hered.* **49**, 203—207 (1958).

— Preferential segregation of structurally modified chromosome in maize. *Genetics* **44**, 625—645 (1959).

McCLINTOCK, B.: Chromosome organization and genic expression. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **16**, 13—47 (1951).

RANDOLPH, L. F.: Genetic characteristics of the B chromosomes in maize. *Genetics* **26**, 606—631 (1941).

RHOADES, M. M.: Preferential segregation in maize, "Heterosis", p. 60—80. Ames: Iowa St. Coll. Press (1952).

— The cytogenetics of maize. In: *Corn and corn improvement*, p. 123—219. New York: Academic Press (1955).

ROMAN, H.: Mitotic non-disjunction in the case of interchanges involving the B-type chromosome in maize. *Genetics* **32**, 391—409 (1947).

— Directed fertilization in maize. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **32**, 36—42 (1948).

— Factors affecting mitotic non-disjunction in maize. *Records Genetics Soc. Amer.* **18**, 112 (1949).

—, and A. J. ULLSTRUP: The use of A-B translocations to locate genes in maize. *Agron J.* **43**, 450—454 (1951).

TING, Y. C.: On the origin of abnormal chromosome 10 in maize (*Zea mays* L.). *Chromosoma (Berl.)* **9**, 286—291 (1958).

Prof. Dr. ANGELO BIANCHI,
Università di Milano, Istituto di Genetica, Via Celoria 10,
Milano (Italia)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

BASTARDIERUNGSVERSUCHE IN DER GATTUNG
STREPTOCARPUS LINDL.

VIII. NEUE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE BLÜTENSCHLITZUNG

Von

FRIEDRICH OEHLKERS

(Eingegangen am 23. Mai 1961)

A. Einleitung

In der Arbeit Nr. VI dieser Serie, in der über die genischen und plasmonischen Grundlagen der Blütenschlitzung abgehandelt wurde, fehlte noch ein entscheidender Befund: die Beantwortung der Frage nämlich, wie weit verschieden stark geschlitzte Blüten auf ein und derselben Pflanze so, wie sie in den Abb. 11 und 12 der genannten Arbeit mit äußersten Extremen vorliegen, eine ihrem Zustand entsprechende Differenz auch in ihrer Nachkommenschaft aufweisen. Dementsprechend war also eine R_3 der in Abb. 12 dargestellten Pflanze, d.h. eine weitere Rückkreuzung mit *Rexii K 1275* statistisch zu bearbeiten. Für Material und Methode braucht hier nichts mehr erneut angegeben zu werden, wir können uns unmittelbar auf die Arbeit VI (OEHLKERS 1957) beziehen.

B. Experimentelle Ergebnisse

Im folgenden soll also allein eine R_3 , die Kreuzung (*Str. Wendlandii* \times *Rexii K 1275*) \times *K 1275*) \times *K 1275*) \times *K 1275* statistisch bearbeitet werden. Dabei ist zu bemerken, daß die Pflanzen in ihrem vegetativen Habitus schon nahezu vollkommen der *Rexii K 1275* gleichen, indessen sind sie im männlichen Geschlecht vollkommen steril und besitzen die Blütenschlitzung nach wie vor. Es ist also nicht zu bezweifeln, daß im wesentlichen *Wendlandii*-Plasmon in den Pflanzen vorhanden ist.

Davon wurden unter Nr. 175ff¹, die Ergebnisse in Tabelle 1 zusammengestellt. Es sei ferner noch dazu bemerkt, daß diese Nachkommenschaften im Jahre 1957 aufgezogen wurden und zuerst im Herbst des Jahres blühten. In der Tabelle ist also zuerst die Bonitur der Herbstblüte verzeichnet, wobei 759 Blüten erfaßt wurden. Die Pflanzen überwinterten dann und im anschließenden Frühjahr 1958 wurde eine zweite Bonitur mit 1197 Blüten durchgeführt. Ferner ist noch zu bemerken, daß in der Tabelle 1 der Blütenzustand nach den einzelnen Pflanzen dargelegt wird.

Man kann nun den Vergleich in zweierlei Weise machen, man kann einmal die Gesamtzahl der Blüten miteinander vergleichen, unabhängig von ihrer Zughörigkeit zu einer bestimmten Pflanze, oder aber man kann die Pflanzen durch ihre Blüten charakterisieren und dann eine Pflanzenzusammenstellung mit einer anderen vergleichen. Im ersten Fall, in dem die Blüten als Individuen angesehen werden, kommt eine erhebliche statistische Sicherung zustande, im zweiten Fall ist die Anzahl der Individuen, nämlich der Pflanzen, zu gering, infolgedessen ist die statistische Sicherung nicht mehr gegeben. Ohnehin sind ja genetische Experimente mit Gewächshauspflanzen wegen des äußerst begrenzten Platzes immer schwierig und es bedarf

¹ Wir wiederholen unseren Hinweis, daß sich die laufenden Nummern an die letzte Publikation anschließen (OEHLKERS und EBELL 1958, S. 581, Nr. 174).

Tabelle 1. (*Str. Wendlandii* × *Rexii* K 1275) × K 1275) × K 1275

Pflanzennummern	Herbstblüte									Frühjahrsblüte								
	Nr. 175 1956 311a stark geschlitzt			Nr. 176 1956 311b zum Teil geschlitzt			Nr. 177 1956 311c sympetal			Nr. 178 1956 311a stark geschlitzt			Nr. 179 1956 311b zum Teil geschlitzt			Nr. 180 1956 311c sympetal		
	Blüten			Blüten			Blüten			Blüten			Blüten			Blüten		
	sympetal	zum Teil geschlitzt	total geschlitzt	sympetal	zum Teil geschlitzt	total geschlitzt	sympetal	zum Teil geschlitzt	total geschlitzt	sympetal	zum Teil geschlitzt	total geschlitzt	sympetal	zum Teil geschlitzt	total geschlitzt	sympetal	zum Teil geschlitzt	total geschlitzt
1	8	15	9	—	—	—	4	16	25	2	2	6	4	—	—	10	—	13
2	1	9	6	—	—	—	—	5	5	3	—	8	4	3	5	5	4	8
3	2	2	10	—	—	—	1	1	5	4	—	—	12	—	2	23	—	8
4	2	1	2	—	—	4	9	4	19	4	8	10	7	—	—	14	6	10
5	12	11	9	—	—	1	2	4	6	—	2	12	5	—	—	—	5	—
6	—	—	5	—	—	—	—	—	1	9	—	—	13	—	—	5	8	—
7	1	6	7	—	—	—	7	—	—	—	1	5	12	—	—	2	7	10
8	—	—	17	—	—	—	10	4	1	—	—	—	12	—	—	—	4	11
9	—	3	7	—	—	—	3	5	7	—	1	4	10	—	—	—	—	12
10	—	6	7	—	—	—	—	3	7	—	—	5	12	—	—	—	—	—
11	—	1	—	—	—	—	12	11	—	—	—	8	2	—	—	4	13	1
12	—	1	1	—	—	—	2	3	2	—	—	7	10	—	—	1	11	—
13	5	6	—	—	—	—	—	2	4	1	11	3	—	—	1	1	11	—
14	—	4	5	—	—	—	2	5	5	—	7	3	—	—	1	9	3	13
15	—	—	—	—	—	—	—	1	12	3	10	—	—	—	—	6	8	5
16	—	2	3	—	—	—	—	—	3	1	8	2	—	—	6	4	6	15
17	—	—	—	—	—	—	9	6	2	—	6	4	—	—	6	6	21	—
18	—	—	—	—	—	—	3	14	7	—	8	6	—	—	4	5	5	—
19	2	3	—	—	—	—	—	15	3	2	10	5	—	—	1	1	6	4
20	—	—	5	—	—	—	1	3	4	1	9	—	—	—	—	—	2	14
21	—	—	1	—	—	—	1	2	—	—	8	5	—	—	—	—	—	15
22	—	—	—	—	—	—	—	21	11	—	11	1	—	—	—	—	8	15
23	1	—	—	—	—	—	—	21	—	1	11	3	—	—	—	—	8	15
24	—	3	1	—	—	—	14	4	—	—	6	5	—	—	13	2	9	2
25	—	3	2	—	—	—	4	5	10	2	14	—	—	—	—	61	9	11
26	2	1	13	—	—	—	—	5	—	—	13	6	—	—	—	—	10	5
27	—	3	—	—	—	—	2	5	1	—	9	10	—	—	61	9	2	12
28	1	2	4	—	—	—	—	4	2	—	3	8	—	—	—	—	10	4
29	—	—	—	—	—	—	15	3	3	—	4	3	—	—	—	—	21	5
30	—	—	—	—	—	—	3	8	3	—	4	10	—	—	—	—	10	8
31	—	—	—	—	—	—	1	10	—	—	—	—	—	—	2	15	—	—
32	—	—	—	—	—	—	5	2	—	—	—	—	—	—	4	9	—	—
33	—	—	—	—	—	—	13	19	5	—	—	—	—	—	—	—	17	3
34	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	16
35	—	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	9	5
36	—	—	—	—	—	—	1	7	1	—	—	—	—	—	7	12	8	—
37	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	7	3	3
38	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	3
39	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	12	2	12
40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	12	2
	37	82	114	—	5	16	123	263	119	24	217	177	3	7	52	139	349	229

manchmal einiger Kunstgriffe um zu statistischen Werten zu gelangen, die brauchbar sind. Daß sich eine statistische Sicherung auch mit den Pflanzen erreichen ließe, geht ohne weiteres daraus hervor, daß diese sogleich gegeben ist, sowie man die Pflanzenzahl verfünfacht oder verzehnfacht.

Für den Vergleich der Blüten ist noch folgendes vorherzuschicken: einmal, wir lassen die Kreuzungen unter Nr. 176 und 179 fort, weil sie zu wenig Material ent-

halten haben. Sodann setzen wir bei den Kreuzungen Nr. 175 und 177 sowie 178 und 180 allein die Extreme in Relation, d.h. wir vergleichen die Anzahl der rein sympetalen Blüten mit den total geschlitzten miteinander und lassen die zum Teil geschlitzten beiseite. In Tabelle 1 ist ein Vergleich der Blüten aus allen Kreuzungen zusammengestellt, die wir überhaupt in Betracht ziehen. Die Differenz zwischen sympetalen, und total geschlitzten Blüten in den Nachkommenschaften Nr. 175 und 178 gegenüber den Nachkommenschaften 177 und 180 zeigt ein χ^2 von 64,1, also einen *P*-Wert von etwa 10^{-8} . Es ist demnach nicht zu bezweifeln, daß im Sinne der elterlichen Blüte von ein und derselben Pflanze eine Differenz in den Nachkommenschaften zu konstatieren ist, d.h. also, es müssen mutative Vorgänge mit im Spiele sein.

Wenn man nun die Tabellen noch einmal in einer anderen Hinsicht durchsieht, so fällt auf, daß eine ebenfalls statistisch gesicherte Differenz zwischen den Herbstblüten und den Frühjahrsblüten besteht. Wir können dieses Phänomen am kürzesten und einfachsten so kennzeichnen, daß wir sagen unter den Herbstblüten seien stets mehr sympetale Blüten als unter den Frühjahrsblüten. Auch diese Differenz ist — wie gesagt — statistisch gesichert, wir finden bei der Einzelbetrachtung ein χ^2 von 7,8 und demnach einen *P*-Wert von 0,005, in dem anderen Fall ein χ^2 von 10,8 und einen *P*-Wert von 0,001.

Am Schluß der Tabelle 4 ist noch die Charakterisierung der Pflanzen eingetragen. Wir finden dabei zwar keine statistische Sicherung, wohl aber genau die gleiche Richtung der Differenzen wie sie die Blüten aufwiesen. Die Kreuzungsnachkommenschaft der Nr. 175 und 178 enthalten prozentual mehr sympetale Blüten wie die Nachkommenschaften 177 und 180.

Tabelle 2. Vergleich der sympetalen und geschlitzten Blüten zwischen den Kreuzungen 311a und 311c

(Herbst- und Frühjahrsblüte zusammengefaßt.)

	sympetal	geschlitzt	
311a	61	291	(Nr. 175 und 178)
311c	262	348	(Nr. 177 und 180)

$$\chi^2 = 64,1 \quad P = > 10^{-8}$$

C. Diskussion der Ergebnisse

Bei allen Versuchen mit den Arten der Gattung *Streptocarpus* hat sich stets wieder von neuem gezeigt, daß es dann ungemein schwierig ist, zu klaren Zahlenverhältnissen zu gelangen, wenn irgendeine Genwirkung durch ein fremdes Plasmon umgesteuert wird. In allen diesen Fällen stellt sich eine ungemeine Variabilität ein, und es muß stets von neuem wieder die Frage gestellt werden, welches die Ursache davon ist. Die in der vorliegenden Arbeit aufgeführten Nachkommen verschiedener Blüten von ein und derselben Pflanze zeigen eine statistisch gesicherte Differenz in dem Sinn der Ausgestaltung der Ausgangsblüte. Die voll sympetalen Blüten haben eine Nachkommenschaft mit mehr sympetalen Blüten als diejenigen, deren Ausgangsblüte total geschlitzt war. Das zeigt also, daß die in dieser Differenz erfaßte Variabilität mutativen Charakter hat, also eine genotypische ist.

Weiter wäre die Frage zu stellen, welcher Art genotypisch-mutative Veränderung hier vorliegt. Wir haben es bekanntlich bei *Streptocarpus* mit zwei verschiedenen genetischen Elementen zu tun, einem Genom und einem Plasmon. Zunächst

sei vorweggenommen, daß wir eine plasmonisch-mutative Änderung für absolut unwahrscheinlich halten, es gibt zwar solche und sie sind auch in Versuchen beobachtet worden, freilich nicht in unseren, weil wir viel zu wenig Gewächshauspflanzen aufziehen können, als daß uns derartig ungemein seltene mutative Veränderungen unterlaufen könnten.

Tabelle 3. Vergleich Herbstblüte: Frühjahrsblüte innerhalb einer Kreuzung

	sympetal	geschlitzt
1956 311a		
Herbstblüte (Nr. 175)	37	114
Frühjahrsblüte (Nr. 178)	24	177
$\chi^2 = 7,8$ $P = 0,005$		
1956 311c		
Herbstblüte (Nr. 177)	123	119
Frühjahrsblüte (Nr. 180)	139	229
$\chi^2 = 10,8$ $P = 0,001$		

im somatischen Bereich mutieren und je nach ihrem allelen Partner auch schon in der Ausgangspflanze eine bunt zusammengesetzte Blütenserie entwickeln

Tabelle 4

	Gesamt-pflanzenzahl	sympetal	Blütenzustand						Gesamt-blütenzahl
			sympetal zum Teil geschlitzt	sympetal zum Teil geschlitzt	sympetal zum Teil geschlitzt	zum Teil geschlitzt	zum Teil geschlitzt	zum Teil geschlitzt	
311a, stark geschlitzte Blüte									
Herbstblüte (Nr. 175)	24	1	2	8	2	7	4	233	
Frühjahrsblüte (Nr. 178)	30	—	3	9	—	16	2	418	
311b, zum Teil geschlitzte Blüte									
Herbstblüte (Nr. 176)	4	—	—	—	—	2	2	21	
Frühjahrsblüte (Nr. 179)	4	—	—	1	—	1	2	62	
311c, sympetale Blüte									
Herbstblüte (Nr. 177)	36	1	6	16	2	9	2	505	
Frühjahrsblüte (Nr. 180)	40	—	8	13	1	15	3	717	

Vergleich der Kreuzung 311a und 311c (Pflanzen)

	sympetal	geschlitzt
311a	23	31
311c	44	32

$$\chi^2 = 2,7 \quad P = 0,1$$

können, von denen die Nachkommenschaften — unter sich verschieden — meistens exakt den Blütentyp der Abstammungsblüte reproduzieren. RENNER ist darüber hinaus der Meinung, daß durch „somatische Konversion“ stabile Gene labil werden können.

Daß das hier verwendete Gen aus dem *Streptocarpus Rexii* K 1275 für die Blütenschlitzung labil ist, ist nicht zu bezweifeln; die Frage nach der Ursache der Labilität ist schwer zu beantworten. Immerhin muß man bedenken, daß das sich in der *Streptocarpus Rexii* stabil verhaltende Gen hier durch Artbastardierung in ein fremdes Plasmon geraten ist. Es ist durchaus denkbar, daß damit nicht allein eine Veränderung der Wirkungsweise (Schlitzblütigkeit) zustande gekommen ist, sondern darüber hinaus auch noch die Labilität entstand.

Anders verhält es sich selbstverständlich mit der Differenz zwischen den Herbst- und Frühjahrsblüten der gleichen Pflanzenserie. Auch hier ist eine statistisch gut gesicherte Differenz vorhanden, über deren Ursachen sich sehr schwer etwas aussagenläßt. Da es sich um Beobachtungen an den gleichen Pflanzen handelt, ist im Gegensatz zu der vorhergehenden Relation noch nichts über den genetischen Charakter auszumachen, denn es sind ja noch keine Nachkommen davon aufgezogen worden. Es kann sich also auch um eine rein phänotypische Einwirkung handeln. Die Differenz ist in beiden Fällen die gleiche, d. h. es nehmen bei den Frühjahrsblüten die sympetalen in einem erheblichen Maße ab, während also die total geschlitzten um einen ähnlichen Betrag zunehmen. Wir haben auch hier wieder die äußersten Extreme miteinander verglichen und die zum Teil geschlitzten Blüten ebenso weggelassen, wie in der vorhergehenden Untersuchung. Aus der Arbeit Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* VI läßt sich mit Sicherheit entnehmen, daß ein etwaiger Temperaturwechsel, der im Laufe des Winters durchaus möglich ist, nicht die Ursache einer solchen phänotypischen Veränderung sein kann, weil ein sehr viel stärkerer Temperaturwechsel sich als zwar wirkungsvoll bezüglich der Geschlechtsbestimmung erwiesen hat, doch keinesfalls bezüglich der Blütenschlitzung. So bleibt nichts anderes übrig, als eine Erörterung der Ursache des Unterschiedes unter Herbst- und Frühjahrsblüten vorläufig noch zurückzustellen.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Die Nachkommenschaft einer R_3 der Kreuzung *Streptocarpus Wendlandii* \times *Rexii* K 1275 ergab je nach der Ausgangsblüte von ein und derselben Pflanze verschiedene Nachkommenschaften. Die Nachkommenschaft einer sympetalen Blüte ist gesichert verschieden von derjenigen einer total geschlitzten.

2. Wurden diese R_3 -Pflanzen zu verschiedenen Jahreszeiten bonitiert, also einmal im Herbst ihres Aussaatjahres und zum anderen in dem darauf folgenden Frühjahr, nachdem sie überwintert hatten, so ergab sich ebenfalls eine statistisch gesicherte Differenz.

Der „Deutschen Forschungsgemeinschaft“, die meine genetischen Arbeiten laufend unterstützt, sowie Fräulein KARIN HÖLZER sage ich meinen besten Dank.

Literatur

- OEHLKERS, F.: Die Erblichkeit der Sepaloide bei *Oenothera* und *Epilobium*. Studien zum Problem der Polymerie und des multiplen Allelomorphismus. III. Z. Bot. **23**, 161—222 (1935).
- Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* LINDL. I. Plasmatische Vererbung und die Geschlechtsbestimmung von Zwittrerpflanzen. Z. Bot. **32**, 305—393 (1938).
- Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* LINDL. V. Phänotypische und genotypische Geschlechtsbestimmung bei dem Bastard *Str. (Wendlandii \times Rexii)*. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **87**, 722—734 (1956).

OEHLKERS, F.: Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* LINDL. VI. Die genischen und plasmonischen Grundlagen der Blütenschlitzung verschiedener *Streptocarpus*-Bastarde sowie über die Konstitution des Plasmoms. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **88**, 1—20 (1957).

-, u. U. EBELL: Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* LINDLEY. VII. Die genischen und plasmonischen Grundlagen für die Pollensterilität verschiedener *Streptocarpus*-Bastarde. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **89**, 559—586 (1958).

RENNER, O.: Über *Oenothera atrorirens* SH. et BARTL. Und über somatische Konversion im Erbgang des *eruca*-Merkmals der *Oenotheren*. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **74**, 91—124 (1938).

Professor Dr. F. OEHLKERS,
Botanisches Institut der Universität, Freiburg i. Br., Schänzlestr. 9/11

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Darmstadt

ZUR GENPHYSIOLOGISCHEN ANALYSE DER PTERINE
IM INSEKTENAUGE (*DROSOPHILA MELANOGASTER* UND
CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA)

Von

IRMGARD ZIEGLER

Mit 2 Textabbildungen

(Eingegangen am 23. Juni 1961)

Im Auge von *Drosophila melanogaster* (Wildstamm bzw. Mutante *sepia*) und von *Calliphora erythrocephala* wurde im Laufe der vergangenen Jahre eine Reihe von Pterinen beschrieben (VISCONTINI u. Mitarb. 1955, ZIEGLER und HADORN 1958 bei *Drosophila*; AUTRUM und LANGER 1958 bei *Calliphora*). Ein großer Teil dieser Pterine ist als Abbauprodukte der natürlich vorkommenden Pterine anzusehen, welche infolge deren ausgeprägten Labilität bei der Extraktion und Chromatographie entstanden sind. Die natürlich vorliegenden Verbindungen sind die roten Pterine (Drosopterin, Neodrosopterin und Isodrosopterin) (VISCONTINI u. Mitarb. 1957), das gelbe Pterin sowie das Tetrahydrobiopterin-Derivat. Letzteres wird durch Lichteinwirkung sofort dehydriert und geht in das fluoreszierende Abbauprodukt Pterincarbonsäure (6) über (ZIEGLER 1960). Die roten Pterine finden wir im Wildstamm von *Drosophila melanogaster* (VISCONTINI u. Mitarb. 1957), die beiden letzteren Verbindungen wurden unter anderen bei der Calliphorine *Pollenia rufa* und in der *sepia*-Mutante von *Drosophila melanogaster* aufgefunden (ZIEGLER 1960). Letztere vermag im Gegensatz zur Wildform kein rotes Pterin zu bilden.

Wie Inkubationsversuche mit dem Biopterin-bedürftigen Flagellaten *Cri-thidia fasciculata* zeigten (ZIEGLER u. NATHAN 1961), leiten sich — mit Ausnahme des Isodrosopterins — alle oben genannten natürlich vorkommenden Pterine vom Biopterin-Grundgerüst oder einer dem Biopterin nahestehenden Verbindung (vgl. PATTERSON u. Mitarb. 1958) ab. Die Entstehung des gelben Pterins durch Inkubation des aus *sepia*-Augen gewonnenen Tetrahydro-Derivates mit dem Bakterienstamm IL (NATHAN und ZIEGLER 1961) sowie umgekehrt die katalytische (ZIEGLER 1960) und enzymatische (TAIRA 1961) Hydrierung des gelben Pterins zur Tetrahydro-Verbindung stützen die Annahme, daß es sich bei dem gelben Pterin um die der Tetrahydro-Verbindung entsprechende Dihydroverbindung handelt, während die roten Pterine keinen reduzierten Charakter mehr aufweisen (vgl. ZIEGLER 1961). Ihre Konstitutionsaufklärung steht jedoch noch aus.

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung ist es, mit Hilfe zweier Mutanten von *Drosophila melanogaster* (w^{bl} und w^{m4}) sowie der Mutante w von *Calliphora erythrocephala* einerseits den Zusammenhang zwischen den auf chemischem und enzymatischem Weg ermittelten verschiedenen Hydrierungsstufen zu untersuchen und andererseits etwas über die Wirkungsweise dieser Allele zu erfahren.

Die Mutante w^{bl} , ein Glied der *white*-Pseudoallelserie (MACKENDRICK und PONTECORVO 1952) durchläuft im Puppenstadium eine sensitive Phase (40—48 Std

nach der Verpuppung), deren Temperatur über die Augenfarbe der Imagines entscheidet: bei 17°C entstehen Fliegen mit roten Augen, bei 30°C solche mit blaßbraunen. Sowohl das rote (Pterin) als auch das braune Pigment (Ommochrome) nehmen mit steigender Zuchtemperatur ab (EPRUSSI und HEROLD 1945).

W^{m4} , das Ergebnis einer Inversion, welche w an den heterochromatischen Abschnitten des X-Chromosoms verlagert (vgl. LEWIS 1950) zeigt Scheckung der Augen. Diese Scheckung (Aufhellung einzelner Ommatidien oder Gruppen von Ommatidien) ist besonders ausgeprägt nach Aufzucht bei 18°C und wird zurückgedrängt durch Aufzucht bei 25°C (GOWEN und GAY 1934). Eine Analyse der Pigmente, welche unter dem Einfluß der Temperaturänderung gebildet wird, wurde bislang nicht durchgeführt.

Das w -Allel von *Calliphora erythrocephala* ist im X-Chromosom lokalisiert und — zumindest hinsichtlich der Bildung des dunklen Pigmentes — recessiv. Daß die Männchen des mutierten Stammes ebenfalls normal pigmentiert sind, führt TATE (1948) auf die Anwesenheit eines w^+ -Allels im Y-Chromosom zurück. Wie HANSER (1959) feststellt, handelt es sich bei dem in der w -Mutante fehlenden Pigment um Xanthomatin. Bei den fluoreszierenden Substanzen, von denen AUTRUM und LANGER (1958) ein gelbes sowie zwei blau fluoreszierende Pterine beschrieben, findet HANSER (1959) keine wesentlichen Unterschiede.

Material und Methoden

Drosophila melanogaster wurde bei der jeweils angegebenen Temperatur ($\pm 0,5^{\circ}\text{C}$) auf Standard-Futter (Mais-Zucker/Agar/Hefe) kultiviert. Präparation und Chromatographie der lebensfrischen Köpfe erfolgte nach der bei ZIEGLER und HADORN (1958) beschriebenen Methode. Die Chromatographie auf Papier (Whatman 1) erfolgte aufsteigend in Butanol Äthanol konz. $\text{NH}_4\text{OH}/\text{H}_2\text{O}$ (15:50:10:25). Aufarbeitung und Chromatographie erfolgten bei Rotlicht. Zur Ausmessung der Chromatogramme diente der Zeiss-Spektralphotometer mit Chromatogramm- und Fluoreszenz-Zusatz. Die Gesamt-Intensität eines Fleckes wurde durch Summierung der Fluoreszenzwerte der Teilabschnitte erhalten. (Über die Abhängigkeit zwischen Stoffmenge und Fluoreszenzintensität s. GÜNDER 1955 und EGELHAAF 1956).

Das ursprünglich nicht fluoreszierende Tetrahydrobiopterin-Derivat, dessen R_f -Wert bekannt war, wurde unter Abdecken der übrigen Fraktionen durch 1 min langes Belichten mit einer Ultra-Vita-Lux-Lampe (Osram) in seine fluoreszierenden Abbauprodukte (Pterin-carbonsäure) (6) und 2-Amino-4-oxypterin verwandelt und diese dann fluorometriert.

Da es sich besonders bei Verbindung 3 und 4 (s. unten) um sehr labile Verbindungen handelt, ist auf das Einhalten stets gleicher Versuchsbedingungen sehr zu achten. Miteinander zu vergleichende Genotypen wurden stets zusammen auf einem Bogen chromatographiert.

Calliphora erythrocephala stammte aus den Massenzuchten des Zoologischen Institutes München¹. Die im Dunkeln abgetrennten Köpfe wurden analog dem Verfahren bei *Drosophila* chromatographiert.

Ergebnisse

I. Drosophila melanogaster

Nach chromatographischer Auf trennung in Äthanol/Butanol/ $\text{NH}_4\text{OH}/\text{H}_2\text{O}$ wurden bei *Drosophila* folgende Pterine gesondert bestimmt (Anordnung nach steigendem R_f -Wert):

1. Rotes Pterin (= Drosopterine); vgl. Einleitung.

2. Sehr geringe Mengen von Xanthopterin und eine dem Xanthopterin nahestehende Verbindung (vgl. ZIEGLER und HADORN 1958). Beide sind wahrscheinlich

¹ Herrn Prof. Dr. H. J. AUTRUM danke ich für die freundliche Überlassung von Versuchsmaterial.

lich Abbauprodukte des gelben Pterins. Infolge ihrer äußerst geringen Menge wurden diese beiden Verbindungen — ebenso wie das an dieser Stelle zu findende Isoxanthopterin (vgl. ZIEGLER u. HADORN 1958) — nicht in die Abb. 1 aufgenommen.

3. Das gelbe Pterin, vgl. Einleitung.

4. Neben einer kleinen Menge 2-Amino-4-hydroxypterin und Biopterin bleibt bei Einhaltung entsprechender Vorsichtsmaßregeln (Vermeidung von Lichtzutritt, Chromatographie nicht länger als 7 Std) die ursprünglich nicht fluoreszierende Tetrahydro-Verbindung erhalten.

Wie aus Abb. 1a—c ersichtlich ist, hat eine Erhöhung der Zuchtemperatur von 18° C auf 25° C beim Wildstamm eine Vermehrung aller Pterine zur Folge. Da die Messung 5 Tage nach dem Schlüpfen vorgenommen wurde, wo sowohl bei 18° C als auch bei 25° C die frühimaginale Vermehrung der Augenpterine (HADORN und ZIEGLER 1958) abgeschlossen ist, können die verschiedenen Pterinmengen nicht darauf zurückgeführt werden, daß bei 25° C die Synthese weiter fortgeschritten ist; sie deuten vielmehr auf eine gesteigerte Synthese als Folge des gesteigerten Stoffwechsels bei höherer Temperatur hin.

Nach Aufzucht beim Temperaturoptimum von 25° C verhält sich die Menge aller Pterine zwischen ♂♂ und ♀♀ wie 100:120. Dieses bereits früher festgestellte Mengenverhältnis (HADORN und ZIEGLER 1958) dürfte auf dem Größenunterschied der Augen beruhen; die Proteinmenge (bestimmt nach der nephelometrischen Methode; COLOWICK-CAPLAN 1957) weist die gleiche Verhältniszahl auf.

Bei w^{bl} ist die Menge des roten Pterins auch bei der für die Pigmentbildung optimalen Temperatur (18° C) auf etwa 50 % des Wildstammes reduziert (Abb. 1a), die Menge des gelben und photolabiles Pterins (Abb. 1b, c) dagegen auf das

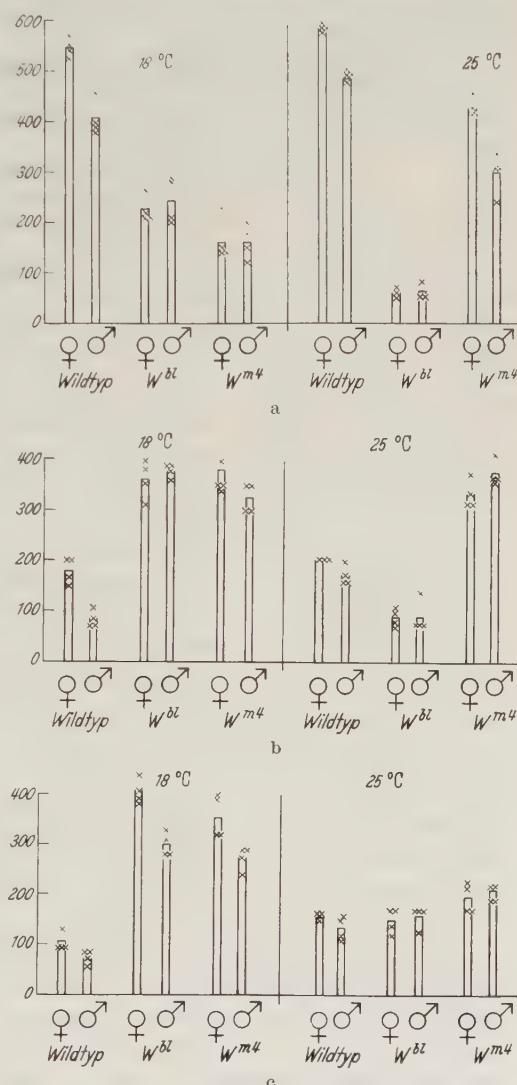


Abb. 1a—c. Fluoreszenzintensität der Augenpterine (*Drosophila mel.* Wildstamm, w^{bl} und w^{m4}) nach Aufzucht bei verschiedenen Temperaturen. a rotes Pterin; b gelbes Pterin; c photolabiles Pterin

2—3fache erhöht. Temperaturerhöhung auf 25° C bewirkt eine starke Reduktion sämtlicher Pterine. Dabei ist das rote Pterin am stärksten (Reduktion auf etwa $\frac{1}{10}$ des Wildstammes) reduziert (Abb. 1a), während das Tetrahydropterin und das gelbe Pterin (Abb. 1b, c) schwächer (Reduktion auf $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ des Wildstammes) betroffen sind.

Das rote Pterin von w^{m4} ist nach Aufzucht bei optimaler Temperatur (25° C) im Vergleich zum Wildtyp auf etwa $\frac{2}{3}$ reduziert (Abb. 1a), das gelbe und das

photolabile Pterin (Abb. 1b, c) sind hingegen vermehrt. Temperaturerniedrigung führt zu einer starken Reduktion des roten Pterins und — im Gegensatz zu w^{bl} — zu einer weiteren Steigerung des photolabilen Pterins, so daß letzteres von 140% (bei 25° C) auf durchschnittlich 300% der Wildstamm-Menge steigt.

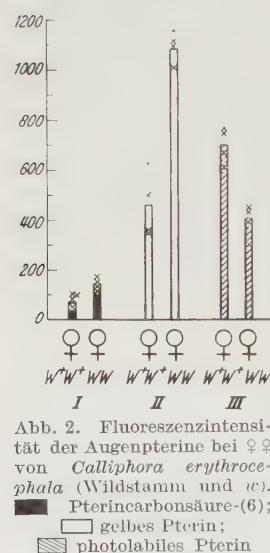


Abb. 2. Fluoreszenzintensität der Augenpterine bei ♀♀ von *Calliphora erythrocephala* (Wildstamm und *w*). ■ Pterincarbonsäure-(6); □ gelbes Pterin; ▨ photolabiles Pterin

Tabelle 1. Verhältnis gelbes Pterin/photolabiles Pterin bei *Calliphora erythrocephala*

♀♀	Wildstamm . . .	0,7
♀♀	white . . .	2,2

Die Summe gelbes Pterin + Tetrahydroverbindung beider Genotypen ist nicht exakt vergleichbar, weil der Anteil beider Pterine wechselt und infolge der verschiedenen spektralen Durchlässigkeit der Filter nur gleich zusammengesetzte (d.h. gleichfarbig fluoreszierende) Flecke miteinander verglichen werden dürfen (ZIEGLER 1955).

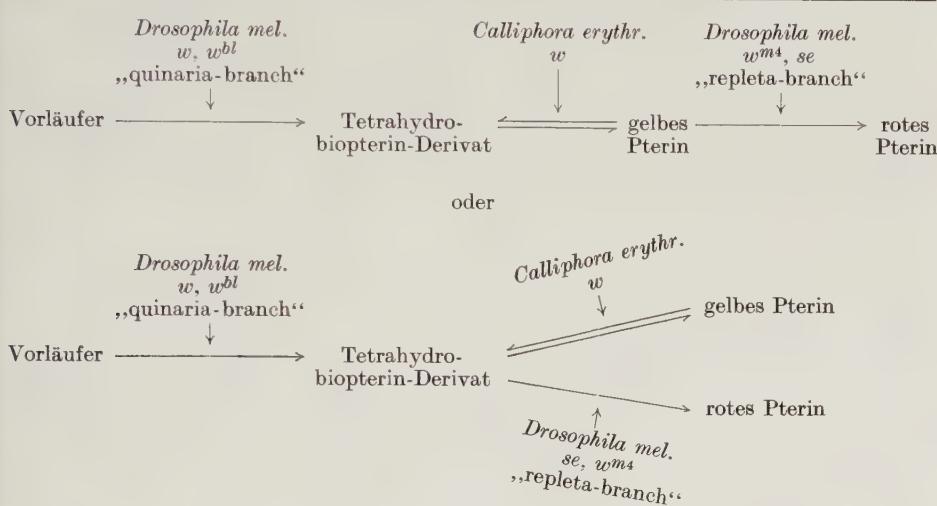
Stark verschoben ist hingegen das Mengenverhältnis der gelben Dihydroverbindung zur Tetrahydroverbindung (Abb. 2 und Tabelle 1), wobei erstere bei den weißäugigen ♀♀ gegenüber dem Wildtyp verdoppelt, während die Tetrahydroverbindung auf fast die Hälfte zurückgegangen ist.

Diskussion

Im Gegensatz zu den Mutanten des *white*-Locus von *Drosophila melanogaster*, wo sowohl die Bildung der Pterine als auch der Ommochrome betroffen ist, greift die Mutante *w* bei *Calliphora* zwar in die Endphase der Ommochrombildung ein (HANSER 1959), erlaubt aber die ungehemmte Synthese der Pterine. Bei diesen ist

jedoch das Verhältnis gelbes Pterin : Tetrahydroverbindung wesentlich verschoben. Offenbar hat bei der Mutante eine gegenüber der Wildform weitergehende Dehydrierung der Tetrahydroverbindung zur Dihydroverbindung stattgefunden, welche in ihrem Ergebnis der mit Hilfe des Bakterienstammes IL erzielten Dehydrierung (NATHAN und ZIEGLER 1961) entspricht. Ob und wie diese hier — als pleiotrope Wirkung des *w*-Allels — erfolgte Dehydrierung unmittelbar mit der blockierten Ends synthese der Ommochromen zusammenhängt, bleibt unbekannt. Da das Tetrahydrobiopterin-Derivat bei Belichtung dehydriert wird, wäre es denkbar,

Tabelle 2. *Die Bildung des roten Pterins an den Augengranula*



dass die Verschiebung des Gleichgewichtes — als sekundäres Phän — durch das Fehlen des dunklen, lichtabsorbierenden Ommochrom-Pigmentes verursacht wird.

Das *white*-Allel bei *Drosophila melanogaster* bewirkt hingegen, dass die Trägergranula der Augen — wahrscheinlich infolge einer durch den Mutationsschritt hervorgerufenen Änderung der enzymtragenden Eiweißstruktur (ZIEGLER und JAENICKE 1959) — die Fähigkeit verlieren, die Ends synthese sowohl der Ommochromen als auch der Pterine auszuführen. Die von der Lymphe in der ersten Phase der Pterinbildung (bis 60 Std nach der Verpuppung) herangeführten Vorstufen werden zwar in geringem Umfang zum gelben Pterin und zu den „HB-Pterinen“ weiter synthetisiert (HADORN und ZIEGLER 1958; die „HB“-Pterine sind 2-Amino-4-hydroxypterin und Biopterin, welche an Stelle der damals noch unbekannten Tetrahydro-Verbindung gemessen wurden). Sie verschwinden jedoch wieder vollständig aus den Augen; zumindest ein Teil wird in den Meconien als Abbauprodukte (z. B. 2-Amino-4-hydroxypterin, Isoxanthopterin u. a.) ausgeschieden (HADORN und KÜRSTEINER 1955).

Eine mehr oder weniger weitgehende Hemmung sowohl in der Ends synthese der Ommochromen als auch des roten Pterins ist für alle *w*-Mutanten von *Drosophila melanogaster* charakteristisch. Die Wirkungsweise von *w^{bl}* — welches dem *w*-Locus zugeordnet werden kann — unterscheiden sich von *w^{m4}* — dem Ergebnis

einer Inversion (vgl. oben) — jedoch nicht nur durch eine veränderte Optimaltemperatur für die Pigmentsynthese, sondern auch durch den Ort ihres Eingreifens in die Pterinsynthese der Augengranula. Sie repräsentieren die beiden Möglichkeiten, welche zu einer Verminderung bzw. zum Ausbleiben des roten Endproduktes führen: a) Die weitere Umwandlung der herangeführten Vorstufen an den Augengranula wird unterbunden bzw. verringert; b) es werden zwar die hydrierten Zwischenstufen, nicht mehr jedoch das rote Endprodukt gebildet und erstere dadurch angehäuft. Diese beiden Möglichkeiten sind auch bei der von HUBBY und THROCKMORTON (1960) gefundenen Verminderung der Hoden-Pterine im Laufe der Phylogenie der *Drosophiliden* verwirklicht (die in dieser Arbeit gemessenen einfachen Pterine 2-Amino-4-hydroxypterin u. a. sind möglicherweise Abbauprodukte der noch nicht berücksichtigten Tetrahydro-Verbindung).

Aus der Wirkung des *w*-Allels von *Calliphora erythrocephala* sowie der verschiedenen *w*-Pseudoallele von *Drosophila* ergeben sich unter Einbeziehung der eingangs erwähnten Wirkung des *sepia*-Allels und der von HUBBY und THROCKMORTON berichteten Ergebnisse *zwei* mögliche Wege hinsichtlich der Aufeinanderfolge der Pterine bei der Bildung des roten Endproduktes (Tabelle 2).

Summary

The action of gene *w^{bl}* and *w^{m4}* on the eye-pteridines of *Drosophila melanogaster* under the influence of different temperatures is studied. Whereas in *w^{bl}* the temperature unfavorable for the synthesis of the eye-pteridines (25° C) results in a marked decrease of all pteridines, in *w^{m4}* the unfavorable temperature (18° C) results in a decrease of the red pteridine, but causes an accumulation of the tetrahydrobiopterin-compound and the yellow pteridine. In *Calliphora erythrocephala* gene *w* causes accumulation of the yellow pteridine but a marked decrease of the tetrahydrobiopterin-compound. The relationships between the tetrahydrobiopterin-compound, the yellow pteridine (which probably is the dihydro-product) and the red colored end-product are discussed.

Der „Deutschen Forschungsgemeinschaft“ danke ich für die Unterstützung der Arbeit.

Literatur

AUTRUM, H. J., u. H. LANGER: Photolabile Pterine im Auge von *Calliphora erythrocephala*. *Biol. Zbl.* **77**, 196—201 (1958).

COLOWICK, S. P., and N. KAPLAN: Methods in Enzymology, Vol. III. New York: Academic Press 1955.

EGELHAAF, A.: Die fluoreszierenden Stoffe in den Organen dreier Genotypen von *Ephestia kühniella*. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **87**, 769—783 (1956).

EPHRUSSI, B., and Y. L. HEROLD: Studies of eye pigments in *Drosophila*. II. Effect of temperature on the red and brown pigments in the mutant blood (*w^{bl}*). *Genetics* **30**, 62—70 (1942).

GOWEN, J. W., and E. H. GAY: Chromosome constitution and behavior in eversporting and mottling in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **19**, 189—208 (1934).

GÜNDER, I.: Quantitative Untersuchung über die Entwicklung der Pterine und des Riboflavins in der Haut und im Auge von *Bufo bufo*. *Z. Naturforsch.* **10b**, 173—177 (1955).

HADORN, E., u. R. KÜRSTEINER: Unterschiede in Exkretstoffen bei verschiedenen Genotypen von *Drosophila melanogaster*. *Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch.* **30**, 494—498 (1955).

—, u. I. ZIEGLER: Untersuchungen zur Entwicklung, Geschlechtsspezifität und phänogenetischen Autonomie der Augen-Pterine verschiedener Genotypen von *Drosophila melanogaster*. *Z. Vererb.-Lehre* **89**, 221—234 (1958).

HANSER, G.: Genphysiologische Untersuchungen an der *w*-Mutante von *Calliphora erythrocephala*. *Z. Naturforsch.* **14b**, 194—201 (1959).

HUBBY, J. L., and L. H. THROCKMORTON: Evolution and pteridine metabolism in the genus *Drosophila*. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **46**, 65—78 (1960).

LEWIS, E. B.: The phenomenon of position effect. *Advanc. Genet.* **3**, 73—115 (1950).

MACKENDRICK, M. E., and G. PONTECORVO: Crossing over between alleles at the *w* Locus in *Drosophila melanogaster*. *Experientia (Basel)* **8**, 390—391 (1952).

NATHAN, H. A., and I. ZIEGLER: Microbial incubation experiments with the eye-pteridines of *Drosophila melanogaster*. *Z. Naturforsch.* **16b**, 262—264 (1961).

PATTERSON, E. L., R. MILSTREY and E. L. R. STOCKSTAD: The synthesis of some 2-Amino-4-hydroxy-6-polyhydroxyalkyl-pteridines, which are active in supporting the growth of the protozoan *Crithidia fasciculata*. *J. Amer. chem. Soc.* **80**, 2018—2020 (1958).

TAIRA, T.: Enzymatic reduction of the yellow pigment of *Drosophila*. *Nature (Lond.)* **189**, 231—232 (1961).

TATE, P.: A sex-linked and sex-limited white-eyed mutation of the blowfly (*Calliphora erythrocephala*). *J. Genet.* **48**, 176—191 (1947).

VISCONTINI, M., E. HADORN u. P. KARRER: Fluoreszierende Stoffe aus *Drosophila melanogaster*: die roten Augenfarbstoffe. *Helv. chim. Acta* **40**, 579—585 (1957).

— M. SCHOELLER, E. LOESER, P. KARRER u. E. HADORN: Isolierung fluoreszierender Stoffe aus *Drosophila melanogaster*. *Helv. chim. Acta* **38**, 397—401, 1222—1224, 2034—2035 (1955).

ZIEGLER, I.: Tetrahydrobiopterin-Derivat als lichtempfindliche Verbindung bei Amphibien und Insekten. *Z. Naturforsch.* **15b**, 460—465 (1960).

— Genetic aspects of ommochrome and pterin pigments. *Advanc. Genet.* **10**, 349—395 (1961).

—, u. E. HADORN: Manifestation rezessiver Augenfarb-Gene im Pterin-Inventar heterozygoter Genotypen von *Drosophila melanogaster*. *Z. Vererb.-Lehre* **89**, 235—245 (1958).

ZIEGLER, J., u. L. JAENICKE: Zur Wirkungsweise des *white*-Allels bei *Drosophila melanogaster*. *Z. Vererb.-Lehre* **90**, 53—61 (1959).

—, u. H. A. NATHAN: Wuchsstoffaktivität der Augenpterine von *Drosophila melanogaster* bei *Crithidia fasciculata*. *Z. Naturforsch.* **16b**, 260—262 (1961).

Dr. IRMGARD ZIEGLER,
Botanisches Institut der Technischen Hochschule Darmstadt,
Roßdörferstr. 140

Aus dem Institut für Entwicklungsphysiologie der Universität zu Köln
(Direktor: Prof. Dr. CORNELIA HARTE)

ÜBER EINE ÄNDERUNG DES SPEKTRUMS SOMATISCHER
MUTATIONEN BEI *EPHESTIA KÜHNIELLA* Z. DURCH TEMPERATUR-
BEHANDLUNG VOR DER BESTRAHLUNG*

Von

ERNST-ARNOLD LÖBBECKE und OTTO OLTMANNNS

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 4. Juli 1961)

A. Einleitung

Auf den Hinterflügeln des Kleinschmetterlings *Ephestia kühniella* treten nach Behandlung von jungen Puppen mit Röntgenstrahlen Schuppentypen auf, die sich von den normalen Flügelschuppen im Aussehen unterscheiden. Sie wurden von HENKE und POHLEY (1952) und POHLEY (1953, 1955) als somatische Mutationen beschrieben. Unseren Untersuchungen an vier verschiedenen Typen dieser Schuppenmutanten liegt die Frage zugrunde, ob bestimmte Versuchsbedingungen auf das Vorkommen einzelner Mutanten unterschiedlich wirken können, ob also das zahlenmäßige Verhältnis der einzelnen Mutantentypen zueinander, das „Mutantenspektrum“, verändert werden kann.

In früheren Veröffentlichungen wurde dargelegt, daß die Art des Mutantenspektrums nicht abhängig ist von der Wellenlänge der verwendeten Röntgenstrahlen im Bereich von 10—100 kV (LÖBBECKE u. MÜLLER 1959) und auch nicht von der Dosis der Röntgenstrahlen (10 und 100 kV) bzw. γ -Strahlen (^{60}Co) (LÖBBECKE u. MÜLLER 1960). In der hier vorliegenden Arbeit wurden die Tiere vor der Bestrahlung hohen und tiefen Temperaturen ausgesetzt mit dem Ziel, über eine Veränderung des physiologischen Milieus in den Tieren zu einer Änderung des Mutantenspektrums zu kommen (CALDECOTT u. SMITH 1952, STANGE 1956).

B. Material und Methode

Die Tiere wurden in Massenzuchten bei 25° aufgezogen. Zur Verpuppung kamen sie in große Petrischalen, aus denen alle 6 Std die frisch verpuppten Tiere ausgesammelt wurden. Zehn Stunden nach dem Aussammeln wurden die nun 10—16 Std alten Puppen bei Zimmertemperatur mit Röntgenstrahlen bestrahlt (Röntgengerät RT 100 der Firma Müller, Hamburg; 100 kV, 8 mA, 1,7 mmAl, 30 cm Abstand, 135 r/min, 800 r) und danach bis zum Schlüpfen wieder bei 25° gehalten. Zur Temperaturbehandlung kamen die Tiere vor der Bestrahlung 6 Std lang entweder in einen Brutschrank, in dem zur Erhöhung der Luftfeuchtigkeit eine Schale mit Wasser aufgestellt war, bei $+35^\circ$ und $+40^\circ\text{C}$, in einigen Versuchen auch bei $+30^\circ$ oder in einen Kühlschrank bei -7° und -3° . Die Temperaturschwankung betrug bei den hohen Temperaturen $\pm 0,1^\circ\text{C}$, bei $+3^\circ \pm 0,7^\circ\text{C}$ und bei $-7^\circ \pm 1,0^\circ\text{C}$.

Die Versuchsgruppen, die keine besondere Temperaturbehandlung erhielten, also stets bei 25°C verblieben, wurden morgens um 10^{00} Uhr bestrahlt, die mit den verschiedenen Temperaturen behandelten Gruppen um 16^{00} und um 22^{00} Uhr, und zwar in der Weise, daß

* Die Untersuchung wurde vom Bundesministerium für Atomkernenergie und Wasserwirtschaft unterstützt.

das jeweils vorliegende Material vor der Bestrahlung immer zur Hälfte einer hohen (35° bzw. 40°) und zur Hälfte einer tiefen (+ 3° bzw. -7°) Temperatur ausgesetzt wurde. Etwa 10 Tage nach der Bestrahlung schlüpften die Tiere. Ihre Hinterflügel wurden abgeschnitten und mit Caedax auf Objektträger geklebt. Der Bereich zwischen den Adern Radius und α -Analys, der etwa 7000 Schuppen enthält, wurde wie in den früheren Arbeiten nach den Mutanten ES 1, ES 2, ES 3, ES 4 bei 128- und 320facher Vergrößerung mikroskopisch durchsucht. Optik: Zeiss-Standard Mikroskope, Okulare Sfach, Objektive Neofluare 16- und 40fach o.D.

C. Ergebnisse

Die Untersuchung wurde in drei Wiederholungen im Februar, Mai und Juli 1960 durchgeführt. In jedem Versuch sind bei jeder Temperatur 2—4 Bestrahlungsgruppen zusammengefaßt. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Zahl der untersuchten Tiere und die Anzahl der gefundenen Mutanten.

Tabelle 1. Anzahl der durch Röntgenstrahlen induzierten *Ephestia*-Schuppenmutanten (ES 1—4)
Die verschiedenen Temperaturen wirkten jeweils 6 Std lang vor der Bestrahlung ein

Temperatur vor der Bestrahlung	Versuch	Tierzahl	ES 1	ES 2	ES 3	ES 4	Summe	je Tier				Summe
								ES 1	ES 2	ES 3	ES 4	
-7°	1	33	646	158	212	74	1090	19,58	4,79	6,42	2,24	33,03
	2	81	1169	197	373	162	1901	14,43	2,43	4,60	2,00	23,47
	3	48	514	71	135	37	757	10,71	1,48	2,81	0,77	15,77
	1—3	162	2329	426	720	273	3748	14,38	2,63	4,44	1,69	23,14
+ 3°	1	86	1484	227	482	226	2419	17,26	2,64	5,60	2,63	28,13
	2	49	676	107	256	63	1102	13,80	2,18	5,22	1,29	22,49
	3	33	392	61	141	42	636	11,88	1,85	4,27	1,27	19,27
	1—3	168	2552	395	879	331	4157	15,19	2,35	5,23	1,97	24,74
25°	1	89	1937	216	490	214	2857	21,76	2,43	5,51	2,40	32,10
	2	103	1779	205	528	207	2719	17,27	1,99	5,13	2,01	26,40
	3	118	1803	195	465	142	2605	15,28	1,65	3,94	1,20	22,08
	1—3	310	5519	616	1483	563	8181	17,80	1,99	4,78	1,82	26,39
30°	3	56	883	93	215	85	1276	15,77	1,66	3,84	1,52	22,79
35°	1	81	1419	125	398	154	2096	17,52	1,54	4,91	1,90	25,88
	2	48	720	58	239	77	1094	15,00	1,21	4,98	1,60	22,79
	3	39	599	55	170	50	874	15,36	1,41	4,36	1,28	22,41
	1—3	168	2738	238	807	281	4064	16,30	1,42	4,80	1,67	24,19
40°	1	30	374	110	152	65	701	12,47	3,67	5,07	2,17	23,37
	2	74	768	157	271	105	1301	10,38	2,12	3,66	1,42	17,58
	3	45	370	68	159	49	646	8,22	1,51	3,53	1,09	14,36
	1—3	149	1512	335	582	219	2648	10,15	2,25	3,91	1,47	17,77
Insgesamt		1013	15533	2103	4686	1752	24074	15,33	2,08	4,63	1,73	23,77

Die Zahl der Mutanten je Tier, also die Mutationsrate, ist trotz größtmöglicher Konstanz der Zucht- und Bestrahlungsbedingungen in den drei Versuchen unterschiedlich. Die Abnahme von den Winter- zu den Sommerversuchen läßt an eine jahreszeitlich bedingte, unterschiedliche Strahlenempfindlichkeit der Tiere denken, für die jedoch keine Erklärung besteht.

Die statistische Prüfung der Mutantenspektren kann mit Hilfe der χ^2 -Zerlegung vorgenommen werden. Aus Tabelle 2 ersieht man, daß der Hauptteil des Gesamt- χ^2 , errechnet aus allen 16 Versuchsgruppen, auf Differenzen entfällt, die durch die verschiedenen Temperaturen der Vorbehandlungen bedingt sind. Die Inhomogenität der Mutantenspektren „zwischen Temperaturen“ ist gesichert,

Tabelle 2. χ^2 -Analyse der Temperaturversuche

Variationsursache	χ^2	Fr. Gr.	P	s^2	F	P
a) χ^2 -Zerlegung für die Homogenität der Mutantenspektren bei verschiedenen Temperaturen in den drei Versuchen						
Zwischen Versuchsgruppen . .	315,814	45				
Zwischen Temperaturen . .	242,465	15	$< 0,001$	16,16	6,62	
Innerhalb Temperaturen . .	73,349	30	$< 0,001$	2,44		
b) Zerlegung des χ^2 , „zwischen Temperaturen“						
Zwischen Temperaturen . .	242,465					
ES 1	52,733					
ES 2	153,061					
ES 3	27,196					
ES 4	9,475					

der Unterschied der Spektren „innerhalb Temperaturen“, der sich aus Differenzen zwischen den Wiederholungen und dem Zufallsrest zusammensetzt, ebenfalls.

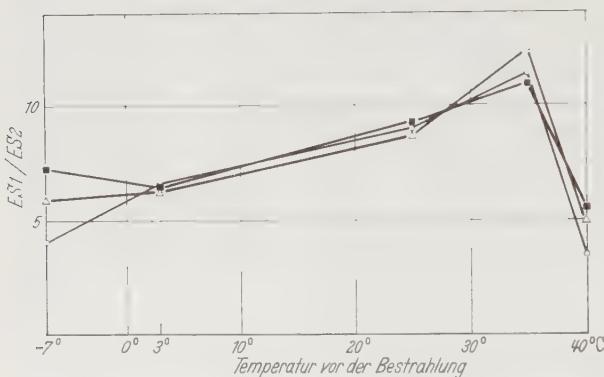


Abb. 1. Das Verhältnis der Mutanten ES 1:ES 2 in Abhängigkeit von der vor der Bestrahlung 6 Std lang einwirkenden Temperatur. ○—○ 1. Versuch, △—△ 2. Versuch, ■—■ 3. Versuch

sich, daß die Mutante ES 2 den weitaus größten Beitrag zum Gesamt- χ^2 liefert, gefolgt von der Mutante ES 1.

Auf die Temperaturbehandlung reagieren demnach die einzelnen Mutantentypen in verschiedener Weise. Die Mutante ES 1 hat ihren höchsten Wert bei 25° , zu den höheren und zu den tieferen Temperaturen hin fallen die Werte ab, besonders stark nach Vorbehandlung mit 40°C . Die Mutante ES 2 hat ihren niedrigsten Wert bei 35° , sowohl nach Vorbehandlung mit tieferen Temperaturen als auch nach Vorbehandlung mit 40° steigen die Werte an. ES 3 zeigt unsystematische Veränderungen bei den einzelnen Temperaturen und die Werte für ES 4 ändern sich im ganzen Temperaturbereich nur wenig.

Die Varianzanalyse ergibt jedoch, daß die auf den Temperaturvorbehandlungen beruhenden Unterschiede der Mutantenspektren gesichert größer sind ($P < 0,001$). Derartige Differenzen zwischen Wiederholungen wurden auch in den früheren Versuchen gefunden (loc. cit.). Das χ^2 „zwischen Temperaturen“ läßt sich nach den Anteilen der einzelnen Mutanten aufschlüsseln. Es zeigt

In allen drei Versuchen nimmt die Temperaturgruppe von 40° eine Sonderstellung ein. Die Zahl der Mutanten je Tier ist in jeder Wiederholung wesentlich geringer als die der Parallelbestrahlungen bei anderen Temperaturen. Diese Veränderung betrifft besonders die Typen ES 1 und ES 3, während ES 2 in Häufigkeit sogar zunimmt. Bei dieser extremen Temperatur, die an der Grenze der Letalwirkung liegt, scheint der Mutationsvorgang in anderer Weise beeinflußt zu werden als im übrigen Temperaturbereich.

Um die Unterschiede zwischen den Temperaturgruppen näher zu erfassen, wurde in Abb. 1 das Verhältnis ES 1:ES 2 in Abhängigkeit von der Temperatur vor der Bestrahlung aufgetragen. Bei den tiefen Temperaturen und bei $+40^{\circ}$ ergibt sich ein Verhältnis von etwa 5:1, bei 25° und 35° von etwa 11:1. Das Anwachsen der Werte für den Quotienten ES 1:ES 2 zwischen -7° und 35° läßt sich mit Hilfe der Regressionsrechnung erfassen. Da es sich um eine Verhältniszahl zwischen zwei mit einem Stichprobenfehler behafteten Werten handelt, müssen hierfür die Logarithmen der Quotienten verwendet werden. Die Gleichungen für die Regressionslinien sind in Tabelle 3a aufgeführt. Die Regression für die Summe aller Versuche ist gesichert. In der Regression für die Summe aus allen Versuchen ist außer den Werten für -7° , $+3^{\circ}$, $+25^{\circ}$ und $+35^{\circ}$ auch noch der 30° -Wert berücksichtigt, so daß ein Freiheitsgrad mehr zur Verfügung steht. Die Varianzanalyse der Regressionen gibt Auskunft darüber, ob die drei Versuche übereinstimmen. Die Endanalyse bringt Tabelle 3b. Zwischen den

Tabelle 3. *Regressionsanalyse für das Anwachsen des Quotienten ES 1:ES 2 mit steigender Temperatur der Vorbehandlung*

a) Gleichungen der Regressionslinien

Versuch	Regressionsgleichung	P
1	$y = 0,8583 + 0,0096 (x - 22)$	0,05—0,02
2	$y = 0,9015 + 0,0073 (x - 22)$	0,05—0,02
3	$y = 0,9177 + 0,0049 (x - 22)$	0,1—0,05
1—3	$y = 0,9077 + 0,0071 (x - 25,2)$	0,01—0,001

b) Varianzanalyse der Regressionen der drei Versuche

	S. Q. A.	Fr. Gr.	s^2	F	P
Gemeinsame Regression . . .	0,1788	1	0,1788		
Zwischen Regressionen . . .	0,0128	2	0,0064	2,370	0,2—0,05
Zwischen Mittelwerten . . .	0,0075	2	0,0038	1,407	$>0,2$
Fehler	0,0161	6	0,0027		
Total	0,2152	11			

Regressions der drei Versuche und zwischen den Mittelwerten sind keine gesicherten Unterschiede vorhanden. In allen drei Versuchen steigt der Logarithmus des Quotienten ES 1:ES 2 mit zunehmender Temperatur der Vorbehandlung zwischen -7° und $+35^{\circ}$ in gleicher Weise an. Die Regressionslinien liegen außerdem auf demselben Niveau.

In Versuchsgruppen, die die sechsständige Temperaturbehandlung erhielten, aber im Anschluß daran nicht bestrahlt wurden, zeigten sich hinsichtlich des Auftretens von Mutanten keine Unterschiede zu unbestrahlten, bei 25° gehaltenen Tieren. Die beobachteten Effekte lassen sich also durch die Temperaturbehandlung allein nicht hervorrufen.

D. Diskussion

Die Veränderungen der Mutationsrate sind besonders auffällig bei den Mutanten ES 1 und ES 2. Eine sechsstündige Behandlung der Puppen mit -7°C direkt vor der Bestrahlung vermindert die durchschnittliche Zahl je Tier für ES 1 und vermehrt sie für ES 2. Die einzelnen Mutanten reagieren nicht gleichmäßig auf die verschiedenen Temperaturvorbehandlungen, so daß sich im Endeffekt eine Veränderung des Mutantenspektrums ergibt.

Ein Einfluß der Temperatur wurde bei Mutationsversuchen bisher wenig in Betracht gezogen. Die Wirkung einer Hitzevorbehandlung auf die Mutationsauslösung durch Röntgenstrahlen wurde von CALDECOTT und SMITH (1952) untersucht. Sie fanden bei Gerste einen verschiedenartigen Einfluß der Vorbehandlung auf einige Mutationen, konnten ihn aber nicht statistisch sichern bzw. in einem Fall die Differenz aus anderen Gründen nicht für verlässlich halten. Dagegen trat eine gesicherte Verminderung von Chromosomenaberrationen bei den mit Hitze behandelten Gruppen ein. Durch Kältevorbehandlung konnte STANGE (1956) bei Oenothera eine Erniedrigung des Prozentsatzes translozierter Chromosomen von 1.045% bei unbehandelten Pflanzen auf 0.375% erreichen, während die Fragmentationen leicht von 0.662% auf 0.703% anstiegen. Bei Wärmevorbehandlung sank sowohl der Prozentsatz der translozierten als auch der fragmentierten Chromosomen.

Über den Mechanismus, durch dessen Vermittlung die Temperatur in den Mutationsvorgang eingreift, läßt sich, auch in Verbindung mit den zitierten Befunden, keine Aussage machen, die über die allgemeine Vermutung hinausgeht, daß die verwendeten extremen Temperaturen Veränderungen in den Zellen bewirken und dadurch die Vorbedingungen für die Mutationsauslösung durch Röntgenstrahlen abwandeln können. Der gleichartige Verlauf der Veränderung des Mutantenspektrums in allen drei Wiederholungen läßt auf eine kontinuierliche Veränderung eines wichtigen Faktors schließen. In der Nähe der Letalgrenze muß allerdings eine andersartige Reaktion entscheidend sein.

Summary

Before x-irradiating young pupae of *Ephestia kühniella* were treated for 6 hours with low (-7°C , $+3^{\circ}\text{C}$) or high ($+30^{\circ}\text{C}$, $+35^{\circ}\text{C}$, $+40^{\circ}\text{C}$) temperatures. The mutation rates of four types of scale mutations (somatic mutations) were influenced by these temperature treatments in a different manner. In consequence there were different mutation spectra at the applied temperatures. The relation of mutation ES 1 to mutation ES 2 was 5:1 in the -7°C group and 11:1 in the $+35^{\circ}\text{C}$ group. The differences are statistically significant.

Wir danken Frau Prof. Dr. C. HARTE für Ratschläge in statistischen Fragen und kritische Durchsicht des Manuskripts, ihr und Fräulein Dr. I. MÜLLER für anregende Diskussionen. Den technischen Assistentinnen, Frau M. AACH und Fräulein B. BRUNN, danken wir für ihre gewissenhafte Mitarbeit bei den Versuchen und bei der mikroskopischen Auswertung.

Literatur

CALDECOTT, R. S., and L. SMITH: The influence of heat treatments on the injury and cytogenetic effects of x-rays on barley. *Genetics* **37**, 136—157 (1952).
 HENKE, K., u. H. J. POHLEY: Differentielle Zellteilungen und Polyploidie bei der Schuppenbildung der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. *Z. Naturforsch.* **7b**, 65—79 (1952).

LÖBBECKE, E.-A., u. I. MÜLLER: Über die Auslösung von somatischen Mutationen bei *Ephestia kühniella* Z. durch weiche und mittelharte Röntgenstrahlen (10—100 kV). *Z. Vererb.-Lehre* **90**, 421—427 (1959).

— — Das somatische Mutantenspektrum von *Ephestia kühniella* Z. bei verschiedenen Dosen weicher 10 kV- und mittelharter 100 kV-Röntgenstrahlen sowie der harten ^{60}Co -Strahlung. *Z. Vererb.-Lehre* **91**, 338—349 (1960).

POHLEY, H. J.: Untersuchungen über differentielle Zellteilungen und somatische Mutationen am Schuppenkleid der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. *Biol. Zbl.* **72**, 577—598 (1953).

— Über die somatische Mutabilität bei *Ephestia kühniella*. *Biol. Zbl.* **74**, 474—480 (1955).

STANGE, L.: Zur Frage nach dem Einfluß der Temperatur bei der Auslösung von Chromosomenmutationen in der Meiosis durch Röntgenstrahlen. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **87**, 431—438 (1956).

Dr. ERNST-ARNOLD LÖBBECKE und Dr. OTTO OLMANNNS,
Institut für Entwicklungsphysiologie, Universität zu Köln,
Köln-Lindenthal, Gyrhofstr. 17

Aus dem Botanischen Institut der Universität Köln
SELBSTFERTILE DIPLOIDE AUS POLYPLOIDEN SELBSTSTERILER
PETUNIEN; DIE DUPLIKATION DES S-LOCUS*

Von
KÄTHE BREUER

(Eingegangen am 5. Juli 1961)

Einleitung

Bei Untersuchungen an selbststerilen *Petunia hybrida*-Pflanzen, die im Botanischen Institut der Universität Köln durchgeführt wurden, fand man unter den Nachkommen aus Kreuzungen selbststeriler triploider Pflanzen ($2n = 21$) mit selbststerilen Diploiden ($2n = 14$) unter anderen trisome Individuen ($2n = 15$), die selbstfertil waren. Weil beide Eltern Selbststerilität zeigten, war dieser Befund erstaunlich; um so mehr, als Selbstungsnachkommen dieser Trisomen gefunden wurden, die ebenfalls selbstfertil waren und den normalen diploiden Chromosomensatz besaßen.

In der Literatur wird das Auftreten von selbstfertilen Pflanzen innerhalb selbststeriler Arten wiederholt geschildert. Für die Aufhebung der Selbststerilität wurden sowohl genetische als auch physiologische Ursachen gefunden. Für die vorliegenden Untersuchungen sind die Befunde verschiedener Autoren bedeutsam, die bei tetraploiden, für das S-Gen heterozygoten Pflanzen Selbstfertilität feststellten (STOUT und CHANDLER 1941, STRAUB 1941). Es zeigte sich, daß nach Polyploidisierung der selbststerilen diploiden Individuen sich nur der diploide Pollen, der zwei verschiedene S-Allele besitzt, wie fremder Pollen auf dem Griffel der gleichen Pflanze verhält, während für S-homozygoter Pollen gehemmt wird (LEWIS und MODLIBOWSKA 1942, LEWIS 1947, STRAUB 1948, STOUT 1949 u. a.). LEWIS (1947) erfaßte das Phänomen als „competition“ der Genwirkungen.

In dieser Arbeit soll versucht werden, das Auftreten selbstfertiler Petunien in der Nachkommenschaft triploider Pflanzen zu klären, die aus Kreuzungen Tetraploider mit selbststerilen Diploiden stammen. Es ist zu untersuchen, ob und wie eine Veränderung im chromosomalnen Gefüge der betreffenden Individuen stattgefunden haben kann, die die Unterdrückung oder Beseitigung der Selbststerilitätsreaktion verursacht.

Material und Methode

Zu den vorliegenden Untersuchungen dienten tetraploide ($2n = 28$) und diploide *Petunia hybrida*-Pflanzen, deren genetische Konstitution bezüglich der S-Allele bekannt ist. Die diploiden Klone sind selbststeril und homozygot (S_1S_1 , S_2S_2 und S_3S_3). Die tetraploide Pflanze ist durch Colchicinierung einer diploiden heterozygoten S_1S_2 -Pflanze entstanden und besitzt die Allele $S_1S_1S_2S_2$. Sie ist selbstfertil, da S_1S_2 -Pollenschläuche die Selbststerilitätsreaktion nicht zeigen.

* Dissertation der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität zu Köln.

Die Kreuzungen und Selbststüngeln wurden unter Beachtung der notwendigen Vorsichtsmaßnahmen gegen unerwünschte Bestäubungen durchgeführt. Selbststüngelnachkommen selbststeriler Pflanzen lassen sich durch Knospenbestäubungen herstellen. Die in den einzelnen Nachkommen wirksamen *S*-Allele wurden durch Testkreuzungen mit den oben angeführten Homozygoten ermittelt.

Zu den zytologischen Untersuchungen eigneten sich junge Blütenknospen und Antheren; die Fixierung des Materials erfolgte in einem Alkohol-Eisessig-Gemisch (3:1), die Färbung in Karmin-Essigsäure nach der Methode von HEITZ.

Die Messung des Pollenschlauchwachstums wurde an Blüten vorgenommen, die nach Selbststüngel oder Fremdung einer konstanten Temperatur von 22°C ausgesetzt waren. 24 bzw. 48 Std nach der Bestäubung wurden Zahl und Länge der Pollenschläuche in je 10 Griffeln ermittelt.

Die statistische Sicherung der Spaltungsergebnisse erfolgte mit Hilfe des χ^2 -Testes nach der Brandt-Snedecor-Formel (WEBER 1957).

Ergebnisse der Kreuzungen und Selbststüngeln

1. Triploide

Zur Herstellung triploider Petunien wurde die selbstfertile tetraploide Pflanze ($S_1S_1S_2S_2$) mit der homozygoten diploiden S_3S_3 -Pflanze gekreuzt, wobei die diploide als Pollenspender diente. Die Kapseln entwickelten sich gut und enthielten bei der Reife im Durchschnitt etwa 160 Samen. Die meisten davon waren jedoch nicht keimfähig. Die genetische Konstitution zweier selbststeriler triploider Nachkommen ($2n = 21$) wurde durch Testbestäubungen mit den oben angeführten Homozygoten ermittelt. Sie besaßen die Selbststerilitätsallele $S_1S_1S_3$ bzw. $S_1S_2S_3$.

2. Trisome

Die triploide Pflanze mit den Allelen $S_1S_1S_3$ wurde mit der diploiden S_2S_2 gekreuzt. Die 69 Nachkommen *B2* (1—69) aus einer Kapsel wiesen Chromosomenzahlen von 14—21 auf. Unter 31 trisomen Individuen waren 5 selbstfertil, die übrigen 26 selbststeril (Schema 1).

P:	$2n = 21$ $S_1S_1S_3$ sst	\times	$2n = 14$ S_2S_2 sst
	[]		
F ₁	$2n = 21$ sst 3 Pfl.	$2n = 17$ sst 1 Pfl.	$2n = 16$ sst 18 Pfl.
	$2n = 15$ sst 26 Pfl.	$2n = 15$ sf 5 Pfl.	$2n = 14$ sst 16 Pfl.

Schema 1

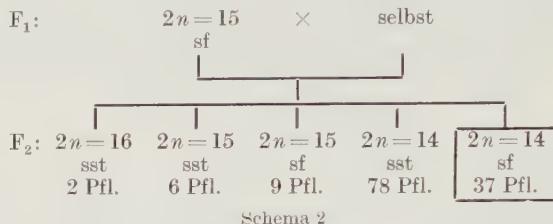
Die Konstitution der selbstfertilen Trisomen bezüglich der *S*-Allele ließ sich nicht feststellen, da sie mit allen in Frage kommenden Homozygoten reziprok kreuzbar waren.

Entsprechende Ergebnisse wurden aus weiteren Kreuzungen von triploiden und diploiden Pflanzen gewonnen. So waren unter 41 untersuchten Nachkommen der Kreuzung von $S_1S_1S_3$ mit S_4S_4 zwei selbstfertil und trisom. Aus der Kombination $S_1S_2S_3$ mit S_4S_4 ging unter 58 Nachkommen eine selbstfertile Trisome hervor.

Nach diesen Befunden kann man erwarten, daß aus Kreuzungen von triploiden selbststerilen *Petunia hybrida*-Pflanzen mit diploiden Selbststerilen immer einige selbstfertile trisome Individuen hervorgehen.

3. Das Verhalten der selbstfertilen Trisomen

Um nachzuprüfen, ob die Selbstfertilität der Trisomen vererbt wird, wurde die Selbstungsnachkommenschaft der Pflanze *B2/53* (trisom und selbstfertil) untersucht. Es zeigte sich, daß vorwiegend trisome und diploide Pflanzen entstehen, die teils selbststeril, teils selbstfertil sind (Schema 2).



Auch in den Selbstungsnachkommenschaften anderer selbstfertiler Trisomen trat ein verhältnismäßig hoher Prozentsatz selbstfertiler Individuen auf. So zeigten 25 Nachkommen (*B5*) aus einer Selbstung der selbstfertilen Trisomen *B2/33* Selbstfertilität, ihre 37 Geschwisterpflanzen dagegen waren selbststeril; von 78 Individuen (*B6*) aus der Selbstung von *B2/108* erwiesen sich 34 als selbstfertil; die Selbstung von *B2/19* ergab bei insgesamt 32 Nachkommen (*B7*) sogar 24 selbstfertile Petunien.

Diese Selbstungen zeigen, daß die bei den Trisomen auftretende Selbstfertilität in großem Umfang auf die nächste Generation vererbt wird.

4. Das Verhalten der selbstfertilen Diploiden bei Selbstung und bei Kreuzung mit homozygoten Partnern

Die weiteren Untersuchungen wurden mit der selbstfertilen Diploiden *B 5/14* durchgeführt.

Alle 166 Selbstungsnachkommen dieser Pflanze waren wieder selbstfertil und hatten ihrerseits nur selbstfertile Nachkommen. Dies konnte über drei Generationen verfolgt werden. Um Aufschluß über den Vererbungsmodus der Selbstfertilität zu erhalten, wurden reziproke Kreuzungen der selbstfertilen diploiden Pflanze *B 5/14* mit den Homozygoten S_1S_1 , S_2S_2 und S_3S_3 durchgeführt.

Tabelle 1. Reziproke Kreuzungen der selbstfertilen *B5/14* mit den Homozygoten

Gruppe	Kreuzungen	selbststerilitätsverhalten der F ₁ -Generationen
I	$B 5/14 \times S_1S_1$	$B 12$:sst
	$S_1S_1 \times B 5/14$	$B 13$:sst
II	$B 5/14 \times S_2S_2$	$B 14$:1 sst:1 sf
	$S_2S_2 \times B 5/14$	$B 15$:1 sst:1 sf
III	$B 5/14 \times S_3S_3$	$B 16$:sf
	$S_3S_3 \times B 5/14$	$B 17$:sf

Während die Kombinationen mit S_2S_2 und S_3S_3 guten Ansatz ergaben, war er bei Kreuzungen mit S_1S_1 schlecht, zum Teil entstanden taube Kapseln. Damit die Nachkommenschaft der letzten Kreuzung genügend groß war, wurde diese als Knospenbestäubung durchgeführt.

Auf Grund des Selbststerilitätsverhaltens lassen sich diese Kreuzungen in drei Gruppen zusammenfassen (Tabelle 1).

Gruppe I. Alle F₁-Pflanzen waren selbststeril. Bei der Kreuzung $B 5/14 \times S_1S_1$ handelte es sich um 126 Pflanzen (*B 12*), und bei der reziproken Bestäubung um 98 Individuen (*B 13*).

Gruppe II. Die F_1 -Pflanzen waren zu 50% selbststeril, zu 50% selbstfertil. Unter den 138 Nachkommen der Kreuzung $B5/14 \times S_2S_2$ waren 72 selbststerile und 66 selbstfertile Petunien ($B14$; 1:1 = 69:69, $\chi^2 = 0,2608$, $p = 0,5 - 0,7$), die reziproke Kombination spaltete in 55 selbststerile und 60 selbstfertile Individuen auf ($B15$, 1:1 = 57,5:57,5; $\chi^2 = 0,2174$, $p 0,5 - 0,7$).

Gruppe III. Alle F_1 -Pflanzen waren selbstfertil; sowohl die 87 Pflanzen aus der Kreuzung $B5/14 \times S_3S_3$ ($B16$) als auch die 103 Pflanzen aus der reziproken Kreuzung ($B17$) bildeten nach Selbstung gut gefüllte Kapseln. In allen F_1 -Pflanzen der drei Kreuzungsgruppen wurde durch Testbestäubungen mit den Homozygoten festgestellt, daß sich das eingekreuzte S -Allel normal manifestiert.

Eine Untersuchung der F_2 -Generationen (aus Selbstungen der F_1 ; die F_2 der selbststerilen Pflanzen wurden wieder aus Knospenbestäubungen gewonnen) ergab folgendes Resultat:

Gruppe I. Die F_2 -Selbstungsnachkommen spalteten in selbststerile und selbstfertile Individuen im Verhältnis 3:1 auf; die Pflanze $B12/5$ hatte 86 selbststerile und 24 selbstfertile Nachkommen (3:1 = 82,5:27,5; $\chi^2 = 0,5902$; $p = 0,3 - 0,5$), die Pflanze $B13/28$ brachte 84 selbststerile und 31 selbstfertile Petunien hervor (3:1 = 86,25:28,75; $\chi^2 = 0,2347$; $p = 0,5 - 0,7$).

Gruppe II. Die selbstfertilen F_1 -Pflanzen hatten wieder nur selbstfertile Nachkommen (aus der Selbstung von $B14/75$ gingen 88, aus der von $B15/7$ 123 selbstfertile Individuen hervor). Wider Erwarten waren aber auch die Nachkommen einer selbststerilen Pflanze dieser Gruppe ($B15/19$) weitgehend selbstfertil, unter 79 geprüften Petunien fanden sich nur 7 selbststerile.

Gruppe III. Alle F_2 -Individuen der selbstfertilen F_1 -Pflanzen waren selbstfertil, mit Ausnahme von drei selbststerilen Petunien, die unter 107 Nachkommen einer Selbstung von $B16/82$ gefunden wurden. Die 89 Selbstungsnachkommen von $B17/43$ waren ausnahmslos selbstfertil. Tabelle 2 zeigt noch einmal eine Zusammenstellung dieser Befunde.

Eine Deutung der beschriebenen Ergebnisse soll in der folgenden Besprechung versucht werden.

Diskussion

Bei der Entstehung selbstfertiler Trisome handelt es sich nicht um ein Zufallsergebnis, sondern um einen stets reproduzierbaren Vorgang, wie mehrere entsprechende Kreuzungen gezeigt haben. Die auftretende Selbstfertilität läßt sich zunächst durch die Annahme erklären, daß das überzählige Chromosom das S -Allel trägt, so daß im Genbestand solcher Trisome drei S -Faktoren enthalten sind. Bei der Bildung des Pollens könnten Körner entstehen, die zwei verschiedene S -Gene besitzen. Dann lägen ähnliche Verhältnisse vor, wie man sie von einer Reihe tetraploider Pflanzen bereits kennt: diploider Pollen mit verschiedenen S -Allelen kann den Griffel der eigenen Pflanze durchwachsen und die Eizellen

Tabelle 2. Selbststerilitätsverhalten der F_2 -Generationen der Kreuzungsgruppen I, II und III

Gruppe	Selbstung	Nachkommen		Ge- samt- zahl
		sst	sf	
I	$B12$ (sst) \times selbst	86	24	110
	$B13$ (sst) \times selbst	84	31	115
II	$B14$ (sf) \times selbst	—	88	88
	$B15$ (sf) \times selbst	—	123	123
III	$B15$ (sst) \times selbst	7	72	79
	$B16$ (sf) \times selbst	3	104	107
	$B17$ (sf) \times selbst	—	89	89

befruchteten, obwohl im Griffel die gleichen Allele wirksam sind (STOUT und CHANDLER 1941, STRAUB 1941, LEWIS und MODLIBOWSKA 1942, STRAUB 1948, STOUT 1949 u. a.). Diese „competition“-Wirkung könnte auch der für *S* heterogene achtchromosomige Pollen haben. Geht man von dieser Voraussetzung aus, so müßte man aber erwarten, daß die diploiden Nachkommen der Trisomen *selbststeril* sind, da die ihnen entsprechenden Pollenkörper nur je ein *S*-Allel besitzen können. Die Befunde entsprechen aber *nicht* diesen Erwartungen. Die diploiden Selbstungsnachkommen der untersuchten *selbstfertilen* Trisomen waren zu einem großen Teil *selbstfertil*, wobei sie die Selbstfertilität in den Folgegenerationen (3) beibehalten. Diese Befunde lassen eine Interpretation des Phänomens im üblichen Sinne der „competition“-Theorie nicht ohne weiteres zu.

Das Verschwinden der Selbststerilität ist an die Trisomen geknüpft. Daher ist zu untersuchen, auf welche Weise ihr Genbestand so verändert wurde, daß die Manifestation des *S*-Allels in einem Teil ihrer diploiden Selbstungsnachkommen unterblieb. Dazu können drei Hypothesen aufgestellt werden, die das genetische Material des überzähligen Chromosoms betreffen:

1. Das zusätzliche Chromosom trägt tatsächlich das *S*-Allel.
2. Es besitzt ein zu *S* nicht alleles Gen, das ebenfalls die Selbststerilität beeinflußt.
3. Es enthält einen Faktor, der die Mutabilität des *S*-Locus unter bestimmten Voraussetzungen erhöht.

Zu 1.: Besitzt das überzählige Chromosom das *S*-Gen, so kann bei der Bildung der Trivalente, die in etwa 33% der Pollenmutterzellen beobachtet wurden, eine Mutation stattfinden, durch die das „competition“ bewirkende Prinzip (zwei verschiedene *S*-Allele in einem Gameten) auf ein einziges Chromosom verlagert wird und so in die diploide Pflanze gelangt. Dies kann durch ein ungleiches crossing-over geschehen (BRIDGES 1936, LEWIS und CROWE 1958). Dadurch kann eine Translokation des *S*-Locus verursacht werden, die zu einer Duplikation des *S*-Gens in dem einen Chromosom und zu einer Deletion im anderen führt. Es ist möglich, daß dieser Vorgang durch die Trivalentbildung begünstigt wird. Treten solche Mutationen in der Meiose der Trisomen auf, so kann man unter den haploiden Gameten drei Typen erwarten:

- a) Sie enthalten ein normales Chromosom mit unverändertem *S*-Gen (S_x oder S_y), das die bekannte Selbststerilitätsreaktion zwischen Partnern gleicher Konstitution bewirkt.
- b) Sie besitzen ein Chromosom, das den *S*-Faktor verloren hat (S_o). Pollen ohne *S*-Allel muß sich den *S*-Genen des Griffels gegenüber neutral verhalten.

Kreuzungen einer homozygoten S_oS_o -Pflanze mit den homozygoten Selbststerilen müßten in beiden Richtungen völlig *selbstfertile* F_1 -Generationen liefern; während bei Kreuzungen einer heterozygoten S_xS_o -Pflanze mit den Selbststerilen in einem Fall die reziproken Kombinationen verschieden sein müßten ($S_xS_o \times S_oS_x$: inkompatibel; $S_xS_x \times S_oS_o$: 100% *selbstfertil*); in den beiden anderen Fällen (mit S_yS_y und S_zS_z) müßten sie eine Aufspaltung von 1:1 für *selbststeril* und *selbstfertil* zeigen. Da die Resultate der vorliegenden Untersuchungen von diesen Erwartungen sehr abweichen, kann eine Deletion nicht vorliegen.

- c) Sie haben ein Chromosom mit dupliziertem *S*-Locus ($S_{x,x}$ oder $S_{x,y}$). Diese Möglichkeit ist wahrscheinlich verwirklicht, da die erhaltenen Spaltungen der Voraussetzung entsprechen. Eine ausführliche Besprechung dieses Typs soll weiter unten erfolgen.

Zu 2.: Gene, die unabhängig von *S* das Selbststerilitätsverhalten von *Petunia hybrida* kontrollieren, wurden von WERGIN (1936) und MOSIG (1960) beschrieben. Beide Autoren fanden, daß die für das betreffende Gen (*H*—*h* bzw. *I*—*i*) homozygoten rezessiven Formen keine Selbststerilität mehr zeigen.

Da die Analysen von MOSIG (1960) zum Teil am gleichen Pflanzenmaterial durchgeführt wurden, das auch zu den vorliegenden Untersuchungen diente, ist es möglich, daß die benutzten *Petunia hybrida*-Klone ebenfalls das Faktorenpaar *I*—*i* enthalten. Das wurde von MOSIG für S_3S_3 -Pflanzen nachgewiesen. Ob auch die anderen Klone diese Faktoren enthalten, konnte nicht mehr nachgeprüft werden, da das Pflanzenmaterial zu dem gegebenen Zeitpunkt nicht mehr zur Verfügung stand.

Nimmt man an, daß der Faktor *I* in den Versuchspflanzen vorhanden ist, so kann analog zu dem, was oben über das *S*-Gen gesagt wurde, eine Duplikation zu *I*,*I* stattfinden, die die Selbststerilitätsreaktion verhindert. Kreuzungen einer Pflanze, die *I*,*I* enthält, mit den selbststerilen Testpflanzen müßten zu Nachkommenchaften führen, die entweder 100% selbstfertil (bei Homozygotie für *I*,*I*) oder zu 50% selbstfertil und zu 50% selbststeril (bei Heterozygotie für *I*,*I*) sind. Das andersartige Verhalten der F_1 -Generationen läßt auch diese Möglichkeit ausscheiden.

Zu 3.: Von *Zea mays* ist bekannt, daß bestimmte Chromosomenmutationen auf ein Gen *Ds* zurückzuführen sind, das unter dem Einfluß eines weiteren Faktors *Ac* Verklebungen und Brüche innerhalb der Gemini hervorruft (McCLINTOCK 1951). Analog dazu kann man sich vorstellen, daß ein unbekannter Faktor *X*, der in den Trisomen in der dreifachen Menge vorliegen könnte, die crossing-over-Frequenz der *S*-tragenden Chromosomen und ihre Bruchhäufigkeit gegenüber der diploiden Normalform erhöht und den gleichen Effekt wie bei der ersten Annahme (1c) hervorruft: Eine Duplikation des *S*-Locus in dem einen und eine Deletion im anderen Paarungspartner. Da das System aus den drei koordinierten *X*-Geneinheiten, wie es die Trisomen besitzen, in den diploiden Nachkommen nicht mehr vorhanden ist, ist eine gewisse Stabilität des duplizierten Locus zu erwarten, die sich in der Vererbung der neuen Eigenschaft, der Selbstfertilität, zeigen muß.

Eine Interpretation der Kreuzungs- und Selbstungsergebnisse der selbstfertilen Diploiden *B5/14* und ihrer Nachkommen ist mit Hilfe der Annahme möglich, daß eine Duplikation des *S*-Locus stattgefunden hat. Die Ursache dieser Duplikation kann in einem ungleichen crossing-over (1c) oder einer bevorzugt in den Trisomen auftretenden Mutation liegen (3).

Im folgenden soll nunmehr geklärt werden, welches die *S*-Konstitution der Pflanze *B5/14* ist, und wie sich duplizierte *S*-Faktoren verhalten.

Geht man davon aus, daß die Selbstfertile *B5/14* einen normalen S_x - und einen duplizierten $S_{x,y}$ -Faktor besitzt, so muß man — volle „competition“-Fähigkeit des Doppel-Locus vorausgesetzt — aus reziproken Kreuzungen dieser Pflanze mit den selbststerilen Homozygoten solche F_1 -Generationen erwarten, die im Verhältnis 1:1 für selbststeril:selbstfertil aufspalten, mit Ausnahme der inkompatiblen Kombination, bei der die Homozygote mit dem normalen S_x -Gen als Pollenspender dient. Die abweichenden Ergebnisse (Tabelle 1) schließen aus, daß *B5/14* die Konstitution $S_xS_{x,y}$ besitzt.

Ebenso kann die Annahme, daß *B5/14* homozygot für den duplizierten Locus ist, also die Allele $S_{x,y}S_{x,y}$ hat, nicht aufrecht gehalten werden. Aus Kreuzungen mit den Testpflanzen müßten dann ausschließlich selbstfertile Nachkommen erhalten werden. Dies ist aber nicht der Fall (Tabelle 1).

Schreibt man der selbstfertilen Diploiden *B5/14* jedoch die Konstitution $S_{x,x}S_{x,y}$ zu, so ist eine weitgehende Deutung der Befunde möglich. Dabei kann man für S_x den Faktor S_1 , für S_y den Faktor S_2 einsetzen.

Die Beteiligung von S_1 an der Duplikation geht daraus hervor, daß *B5/14* mit S_1S_1 nicht kreuzbar ist. Für die Anwesenheit von S_2 spricht das Auftreten selbststeriler Individuen in den Kreuzungsnachkommenschaften mit S_2S_2 . Würde S_2 fehlen, so müßten die Kreuzungen dasselbe Ergebnis haben wie die entsprechenden mit S_3S_3 . Der Ausschluß von S_3 ist gerechtfertigt, weil die Kreuzungen mit S_3S_3 voll kompatibel sind und nur selbstfertile Nachkommen hatten.

Hierzu muß noch folgende Eigentümlichkeit der Reaktionsweise duplizierter *S*-Loci angenommen werden: Ein Doppellocus (z. B. $S_{1,2}$) wirkt einem nicht mutierten identischen *S*-Faktor (S_1 oder S_2) gegenüber, als ob er ein einfacher Locus wäre; d. h. S_1 reagiert mit $S_{1,1}$ oder $S_{1,2}$ wie mit normalen S_1 -Genen; S_2 entsprechend mit $S_{1,2}$. Solche Kombinationen sind inkompatibel. Dagegen werden Pollenschläuche mit $S_{1,1}$ oder $S_{1,2}$ in Griffeln mit $S_{1,1}$ oder $S_{1,2}$ nicht gehemmt.

Nimmt man also an, die Pflanze *B5/14* besitze die Faktoren $S_{1,1}S_{1,2}$, so ist zu erklären, weshalb bei Kreuzungen mit drei verschiedenen Homozygoten entweder nur selbststerile, oder nur selbstfertile Nachkommen oder eine 1:1-Spaltung auftreten (Tabelle 1).

Untersucht man die beschriebenen Kreuzungen *unter den oben gemachten Voraussetzungen*, so ergibt sich folgendes:

1. Eine $S_{1,1}S_{1,2}$ -Pflanze muß selbstfertil sein. Kreuzungen dieser Pflanze mit S_1S_1 sind inkompatibel. Gewinnt man durch Knospenbestäubung F_1 -Nachkommenschaften aus den reziproken Kombinationen, so sind alle Individuen selbststeril. Bei Knospenselbstungen der F_1 -Individuen muß ein Spaltungsverhältnis für selbststeril zu selbstfertil von 3:1 auftreten. Diese Erwartungen stimmen mit den Befunden vollständig überein (Schema 3).

P-Generation	F_1 (erwartet)	F_1 (gefunden)	F_2 (erwartet)	F_2 (gefunden)
$S_{1,1}S_{1,2} \times S_1S_1$ sf sst	$S_1S_{1,1}$ (sst) $S_1S_{1,2}$ (sst)	100 % sst	S_1S_1 (sst) $S_1S_{1,1}$ (sst) $S_1S_{1,1}$ (sst) $S_{1,1}S_{1,1}$ (sf) S_1S_1 (sst) $S_1S_{1,2}$ (sst) $S_1S_{1,2}$ (sf)	3 sst:1 sf
$S_{1,1}S_{1,2} \times S_2S_2$ sf sst	$S_2S_{1,1}$ (sf) $S_2S_{1,2}$ (sst)	1 sst:1 sf	$S_2S_{1,1}$ (sf) $S_{1,1}S_{1,1}$ (sf) S_2S_2 (sst) $S_2S_{1,2}$ (sst) $S_2S_{1,2}$ (sst) $S_{1,2}S_{1,2}$ (sf)	100 % sf fast 100 % sf
$S_{1,1}S_{1,2} \times S_3S_3$ sf sst	$S_3S_{1,1}$ (sf) $S_3S_{1,2}$ (sf)	100 % sf	$S_3S_{1,1}$ (sf) $S_{1,1}S_{1,1}$ (sf) $S_3S_{1,2}$ (sf) $S_{1,2}S_{1,2}$ (sf)	100 % sf ~100 % sf (3 Ausnahmen)

Schema 3

2. Die Kombination $S_2S_2 \times S_{1,1}S_{1,2}$ muß fertil sein, weil der $S_{1,1}$ -Pollen nicht durch S_2 gehemmt wird.

Bestäubungen einer $S_{1,1}S_{1,2}$ -Pflanze mit S_2 -Pollen dürften wegen des S_2 -Anteils an einem der Doppel-Loci nicht möglich sein. Die trotzdem beobachtete Kompatibilität kann dadurch zustande kommen, daß das Überwiegen des S_1 -Anteils die Wirkung der S_2 -Komponente so stark abschwächt, daß eine Befruchtung erfolgen kann. Diese Annahme wird gestützt durch einen Befund von STECHER (unveröffentlicht); sie fand, daß haploider S_1 -Pollen auf tetraploiden $S_1S_2S_3S_4$ -Griffeln durchwächst.

Die auf Grund dieser Überlegungen zu erwartenden F_1 -Nachkommenschaften aus den reziproken Kreuzungen von $B5/14$ mit S_2S_2 , die aus 50% selbststerilen und 50% selbstfertilen Individuen bestehen müssen, wurden in den Versuchen gefunden (Schema 3).

Die Untersuchung der F_2 -Generationen aus Selbstungen der F_1 zeigt aber, daß der Vererbungsmodus für das Allel S_2 besonders kompliziert ist. Die selbstfertilen Pflanzen dieser Gruppe ($S_2S_{1,1}$) haben zwar, wie zu erwarten, nur selbstfertile Nachkommen; Knospenselbstungen ihrer selbststerilen Geschwisterpflanzen ($S_2S_{1,2}$) ergaben aber nicht das errechnete Spaltungsverhältnis von 3:1 für selbststeril und selbstfertil, sondern eine große Anzahl selbstfertiler Nachkommen (72 selbstfertile:7 selbststerilen). Für dieses Verhalten konnte keine befriedigende Erklärung gefunden werden.

3. Die volle Kompatibilität der Selbstfertilen $B5/14$ mit S_3S_3 -Pflanzen ist auf Grund der Konstitution $S_{1,1}S_{1,2}$ verständlich.

Bei den reziproken Kreuzungen können nur selbstfertile F_1 -Nachkommen gefunden werden ($S_3S_{1,1}$ und $S_3S_{1,2}$), die ihrerseits wieder nur selbstfertile F_2 -Individuen aus Selbstungen hervorbringen dürfen. Diese Erwartungen wurden bestätigt (Schema 3).

Die Kombination S_3S_3 kann dabei normalerweise nicht zustande kommen, da der S_3 -Pollen auf Griffeln, die den gleichen Faktor enthalten, gehemmt wird. Das Auftreten einiger weniger selbststeriler F_2 -Pflanzen läßt jedoch vermuten, daß trotz der S_3 -Wirkung im Griffel gelegentlich S_3 -Schläuche zur Befruchtung kamen.

Summary

Crosses between self-incompatible triploid *Petunia hybrida*-plants and self-incompatible diploid ones produce self-compatible trisomics.

Self-pollinations of the self-compatible trisomics give a great number of self-compatible diploid individuals which are constant self-compatible in further generations.

It is supposed that self-compatibility is caused by a duplication of the *S*-locus. According to the results the duplication as well of identical as of not identical *S*-Alleles must cause the break-down of the inhibition-reaction.

Further it is supposed that the influence of the alleles in a duplicated locus both in pollen tubes and in styles is not sufficient to eliminate the inhibition-effect of normal *S*-genes which are presented in the reaction partner.

Herrn Professor Dr. J. STRAUB danke ich für die Stellung des Themas, die Überlassung des Pflanzenmaterials und sein Interesse am Fortgang meiner Arbeit. Herrn Gartenmeister SCHWAMBORN bin ich für die Betreuung der Versuchspflanzen zu Dank verpflichtet.

Literatur

ALTENBURG, E.: *Genetics* New York 1957.

BRIDGES, C. B.: Zit. nach KÜHN 1950.

KÜHN, A.: *Grundriß der Vererbungslehre*. Heidelberg 1950.

LEWIS, D.: Competition and dominance of incompatibel alleles in diploid pollen. *Heredity* **1**, 85—107 (1947).

—, and L. K. CROWE: Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants. *Heredity* **12**, 233—256 (1958).

—, and J. MODLIBOWSKA: Genetical studies in Pears. IV. Pollen tube growth and incompatibility. *J. Genet.* **43**, 211—222 (1942).

McCLINTOCK, B.: Zit. nach ALTENBURG 1957.

MOSIG, G.: Zur Genetik von *Petunia hybrida*. I. Die Selbststerilität. *Z. Vererb.-Lehre* **91**, 158—163 (1960).

STECHER, M.: Zit. nach STRAUB 1958.

STOUT, A. A.: Interspecific incompatibilities in diploids and polyploids of *Petunia*. *Amer. J. Bot.* **36**, 804 (1949).

—, and C. CHANDLER: Change from self-incompatibility to self-compatibility accompanying change from diploidy to tetraploidy. *Science* **94**, 118 (1941).

STRAUB, J.: Die Beseitigung der Selbststerilität durch Polyploidisierung. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **59**, 296—304 (1941).

—: Neue Ergebnisse der Selbststerilitäts-Forschung. *Naturwissenschaften* **35**, 23—26 (1948).

—: Das Überwinden der Selbststerilität. *Z. Bot.* **46**, 98—111 (1958).

WEBER, E.: *Grundriß der biologischen Statistik*. Jena 1957.

WERGIN, W.: Cytogenetische Untersuchungen an *Petunia hybrida* hort. Genetische Untersuchungen über den Erbgang der Parasterilität und Cytologie der polyploiden Formen. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **71**, 120—155 (1936).

KÄTHE BREUER, Botanisches Institut der Universität Köln,
Köln-Lindenthal, Gyrhofstr. 17

Aus dem Zoologischen Institut der Eidgen. Techn. Hochschule Zürich

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG
DER PARTHENOGENESE BEI *SOLENOBIA TRIQUETRELLA* F. R.
(LEPIDOPTERA, PSYCHIDAE)

III. Mitteilung

DIE GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG DER DREI RASSEN VON *SOLENOBIA TRIQUETRELLA* (BISEXUELL, DIPLOID UND TETRAPLOID PARTHENOGENETISCHE) IN DER SCHWEIZ UND IN ANGRENZENDEN LÄNDERN UND DIE BEZIEHUNGEN ZUR EISZEIT. BEMERKUNGEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG DER PARTHENOGENESE*

Von

J. SEILER**

Mit 4 Textabbildungen und 4 Falttafeln, davon 1 farbigen

(Eingegangen am 1. April 1961)

Inhalt

	Seite
I. Einleitung	262
1. Problemstellung	262
2. Historische Bemerkungen und Arbeitshypothesen	263
3. Bemerkungen über die Eiszeiten	264
4. Technische Angaben	265
II. Die Befunde	266
1. Die Verbreitung von <i>Triquetrella</i> in der Schweiz und weitere biologische Analyse der drei Rassen	266
a) Die bisexuelle Form S. 266. α) Verbreitung S. 266. β) Das Sexualverhältnis S. 272. — b) Die diploid parthenogenetische Form S. 275. α) Verbreitung S. 275. β) Verbreitung des XY- und des XO-Typus S. 281. γ) Das primäre Sexualverhältnis S. 282. — c) Die tetraploid parthenogenetische <i>Triquetrella</i> S. 284. α) Verbreitung S. 284. β) Aufzuchtergebnis und Bemerkungen über die Zytologie S. 289.	
2. <i>Triquetrella</i> in den Ostalpen	292
a) Bemerkungen über die Vergletscherung S. 292. — b) Die Verbreitung von <i>Triquetrella</i> S. 292.	
3. <i>Triquetrella</i> im Gebiet der nordeuropäischen Vereisung und im Gebiet zwischen den alpinen und der nordischen Vergletscherung	294
a) Bemerkungen über die Vergletscherung S. 294. — b) Die heutige Verbreitung im unvergletscherten Zwischengebiet S. 296. — c) <i>Triquetrella</i> im Gebiet der nordischen Vereisung S. 298.	
4. Könnte <i>Triquetrella</i> vom unvergletscherten Zwischengebiet in die Schweiz eingewandert sein?	299
5. Wie erfolgte die Ausbreitung von <i>Triquetrella</i> in der Schweiz? <i>Triquetrella</i> in Gletschernähe	300
6. Morphologischer und physiologischer Vergleich der drei Rassen von <i>Triquetrella</i>	305

* Den Mitarbeitern gewidmet.

** Die Durchführung dieser Arbeit wurde wiederum durch ein Stipendium aus dem Schweiz. Nationalfonds ermöglicht. Dem Kuratorium der Stiftung sei wärmstens gedankt.

Aus dem Jubiläumsfonds der E.T.H. erhielt ich ferner einen Druckkostenzuschuß. Dafür bin ich dem Vorstand der Stiftung, Herrn Prof. PALLMANN, Präsident des Schweiz. Schulrates, und dem Altrektor der ETH., Herrn Prof. FREY-WYSSLING, zu sehr großem Dank verpflichtet.

III. Die Ergebnisse	306
1. Die Entstehung der Parthenogenese	306
a) Die Entwicklung unbesamter Eier S. 306. — b) Eiablage ohne Begattung der bisexuellen Weibchen und Folgeerscheinungen S. 308.	
2. Der Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese	312
3. Warum eilt die Umwandlung in der Ostschweiz voraus ?	313
Zusammenfassung	313
Literatur	315

I. Einleitung

1. Problemstellung

Das Untersuchungsobjekt, *Solenobia triquetrella* F. R. (Psychidae, Lepidopt.) hat drei Rassen, die sich fortpflanzungsbiologisch, zytologisch und zum Teil auch morphologisch unterscheiden:

1. eine bisexuell sich vermehrende Rasse mit normalem Sexualverhältnis;
2. eine diploid parthenogenetische Rasse, die fast rein thelytok ist;
3. eine tetraploid parthenogenetische Rasse, die rein thelytok und etwa doppelt so groß ist wie 1 und 2.

Die *bisexuelle Rasse*, zweifellos die Ausgangsform, aus welcher die beiden parthenogenetischen Rassen entstanden sind, hat, wie das für die Schmetterlinge typisch ist, weibliche Digametie; es sind bei manchen Lokalformen XY-Chromosomen vorhanden, andere Lokalformen gehören dem XO-Typus an. Der Nachweis ist erbracht, daß *Triquetrella* im Begriffe ist, das offenbar inerte Y-Chromosom über Bord zu werfen. Die diploide Chromosomenzahl beträgt beim XY-Typus in beiden Geschlechtern 62, beim XO-Typus 62 (= ♂) und 61 (= ♀) (SEILER 1959).

Es ist bereits darauf hingewiesen worden (SEILER 1959, S. 103 u. f.), daß nicht begattete Weibchen der bisexuellen Rasse versuchen, unbesamte Eier zu legen und daß ihnen das gelegentlich gelingt. Außerdem wurde in der gleichen Arbeit gezeigt (Tabelle 3, S. 106), daß unbesamte Eier einen Anlauf zur Entwicklung nehmen und daß diese bis zum fertigen Räupchen führen kann. Diese Tendenz zur Parthenogenese und ihre Bedeutung für die Entstehung einer erblich fixierten Parthenogenese werden wir nun weiter zu verfolgen haben.

In vorläufiger Form wurde auch über das Sexualverhältnis der bisexuellen *Triquetrella* berichtet (l. c. S. 107 u. f.). Die vorliegende Arbeit wird ein neues und ausgedehntes Material zur Entscheidung der Frage nach dem Sexualverhältnis und seiner Bedeutung für die Entstehung der Parthenogenese bringen.

Die *diploid parthenogenetische Triquetrella* hat überraschenderweise denselben XO- bzw. XY-Mechanismus wie die bisexuelle Form. Trotzdem entstehen in der Regel nur Weibchen. Wie das möglich ist, erklärt die Entwicklung. Nach den Reifeteilungen findet nämlich eine Art Selbstbefruchtung statt; dabei verschmelzen zwei Richtungskörper und aus diesem automiktischen Kopulationskern, dem sog. Richtungskopulationskern (R.K.K.) geht das Tier hervor und nicht aus dem Eikern, dessen Weiterentwicklung durch den R.K.K. blockiert wird (SEILER 1960). Da der Kopulationskern immer die XO- bzw. XY-Konstitution hat (vgl. l. c. Abb. 6, S. 54), entstehen nur Weibchen. Kommt aber ausnahmsweise der Eikern zum Zuge, dann entstehen Ausnahmemännchen (l. c., S. 40, Tabelle 3).

Es gibt diploid parthenogenetische Lokalformen, welche in den Instinkten den bissexuellen Weibchen noch sehr nahe stehen (l. c. S. 32 u. f.) und vor der Eiablage die Legeröhre strecken, als ob sie auf das Anfliegen der Männchen warten würden; auch treten in der Embryonalentwicklung relativ häufig Störungen auf. Aus all dem geht hervor, daß bei solchen Lokalformen die Parthenogenese noch nicht stabilisiert ist. Es gibt aber andere Lokalformen, bei welchen das der Fall ist. Solchen Befunden werden wir weiter nachzugehen haben um zeigen zu können, auf welchem Weg die Parthenogenese bei *Triquetrella* eingeführt wurde.

Die tetraploid parthenogenetische Form ist zwar zytologisch untersucht (SEILER 1923); es stehen aber noch wesentliche Fragen offen, so die Frage, ob der Embryo auch hier aus dem R.K.K. hervorgeht. Die Weibchen dieser Rasse beginnen in der Regel sofort nach dem Schlüpfen mit der Eiablage; diese erfolgt in einem Zuge und alle Eier entwickeln sich und liefern ausschließlich Weibchen. Da wir aus Linienzuchten diploid parthenogenetischer Stämme vereinzelt tetraploide Tiere erhielten, sind wir zur Annahme berechtigt, daß die tetraploide *Triquetrella* nicht direkt aus der bissexuellen Form entsteht, sondern, jedenfalls in der Regel, aus der diploid parthenogenetischen Form.

Es besteht also eine genetische Sukzession: bissexuell → diploid parth. → tetraploid parth. In dieser Arbeit soll durch das Studium der geographischen Verbreitung der drei *Triquetrella*-formen die Frage geprüft werden, ob der zeitlichen Reihenfolge auch eine räumliche, eine geographische Sukzession entspricht.

2. Historische Bemerkungen und Arbeitshypothesen

Die Arbeit an *Triquetrella* begann mit tetraploiden Lokalformen von Berlin, Wannsee, Liepnitz, Ratibor, Weinheim, München usw. (SEILER 1923); es schien so, als ob die *Triquetrella* überall tetraploid wäre, die Tetraploidie aus der Tatsache erschlossen, daß bei der Chromosomenkonjugation vier homologe Elemente zu einer Doppeltetraden zusammentreten. Diese spaltet aber noch in der Metaphase oder der frühen Anaphase der ersten Reifeteilung auf in einfache Tetradsen bzw. Dyaden. Es finden zwei Reifeteilungen statt und die Normalzahl der Chromosomen wird reduziert auf 61 oder 62. Durch Kernverschmelzung während der ersten Furchungsteilungen wird dann wieder aufreguliert auf 122 oder 124. Worauf diese Variation in der Chromosomenzahl beruht, werden wir später zu prüfen haben.

Ausnahmsweise unterblieb nun diese Aufregulierung, und die Entwicklung erfolgte bis zum Blastoderm mit der diploiden Chromosomenzahl. Daraus wurde geschlossen, daß die Parthenogenese bei *Triquetrella* ursprünglich diploid gewesen sein dürfte. Wir suchten nach dieser hypothetischen Form und fanden sie, lange Jahre später, auf dem Grat der Lägern (858 m) nördlich Zürich (SEILER 1938).

Der Literatur war zu entnehmen, daß es außerdem noch eine bissexuell sich vermehrende *Triquetrella* geben dürfte (O. HOFMANN 1859; A. HARTMANN 1871 u. a.). Wir fanden sie 1922 dank der genauen Fundortangaben von HOFMANN in einem Föhrenhochwald bei Nürnberg und 1938 auch auf der Lägern (863 m). Durch Kreuzungen ließ sich eindeutig zeigen, daß an der Zusammengehörigkeit der drei *Triquetrella*-Formen keine Zweifel bestehen können (SEILER-PUCHTA 1956).

Wenn man auf der Lägern steht und hat zu Füßen ein Nebelmeer, das den Lägerngrat freiläßt und das gegen die Alpen leicht ansteigt, so ragen im Süden

unter anderem der Albiskamm (913 m), der Rossberg (1584 m), der Rigi (1800 m), der Pilatus (2109 m) aus dem Nebelmeer heraus, im Westen die höchsten Gipfel des Jura, im Osten die höchsten Erhebungen des Zürcher Oberlandes (—1296 m) und im Hintergrund sind, schneedeckt, Säntis und Alpen.

So sah die Schweiz zur Zeit der größten Vergletscherung aus. Ein gewaltiges Eismeer überdeckte das Land und begrub alles Leben. Nur im Jura und im Voralpengebiet ragten einzelne Erhebungen, gleich Inseln, aus dem Eis heraus. Diese Erhebungen, wir erwähnten vorhin einige, sind die Inselberge, massifs de refuge, auch Nunatakker genannt. Auf ihnen konnten Lebewesen, darunter wohl auch *Triquetrella*, die Eiszeit überdauern.

Wie, wenn unser Objekt auf den Inselbergen die Eiszeit überdauert hätte und wenn die *Triquetrella* der Nunatakker die bisexuelle Form gewesen wäre, die dann beim Rückzug der Gletscher nachwanderte und unterwegs zur parthenogenetischen Vermehrung überging, zunächst zur diploiden, dann zur tetraploiden?

Die *Triquetrella*-Weibchen sind flügellos und auch sonst rückgebildete Geschöpfe, die sich nicht einmal von dem Raupensack weggeben können (vgl. Abb. 1, S. 267). Also muß die Wanderung durch die Raupen und zu Fuß erfolgt sein, denn eine passive Verbreitung kommt, wie später gezeigt werden soll, kaum in Frage.

Daraus ergibt sich, daß eine räumliche Sukzession bise xuell → diploid parth. → tetraploid parth. bestehen könnte.

Das sind die Arbeitshypothesen, die uns leiteten (SEILER 1943, 1946) und die wir nun Schritt für Schritt zu prüfen haben.

3. Bemerkungen über die Eiszeiten

Zur Zeit der vorletzten, größten Vergletscherung, der Riss-Eiszeit, war fast die ganze Schweiz mit einer gewaltigen Eisschicht überdeckt (Abb. 3, S. 295 u. Tafel IV). Im Westen überflutete der Rhone-Aaregletscher den Jura und drang im Nordwesten und Südwesten noch weit nach Frankreich hinein. Nur die höchsten Gipfel des Jura blieben eisfrei. In der Ost- und Zentralschweiz stießen der Rhein-Thur-Linth- u. Reussgletscher, im Norden und Osten ebenfalls über die Landesgrenzen hinaus. Eisfrei blieben, abgesehen von den über 500 m liegenden Teilen des Randens (Schaffhausen), von Basel und Pruntrut noch die Reihe der Voralpen-Nunatakker, die etwa auf einer Linie: Einmündung der Rhone in den Genfersee — Einmündung des Rheines in den Bodensee liegen, und die in der Karte angedeutet sind.

Im Gebiet des Rhonegletschers ragte nach ALBERT HEIM unter anderem der Dt. de Vaulion etwa 60 m über die Eisoberfläche hinaus, der Chasseron 160 m, der Chasseral 300 m. Die Gipfel der höchsten Erhebungen des Solothurner-, Basler- und Aargauerjura waren durchschnittlich etwa 100 m über dem Eisniveau (80—200 m). Im Gebiet des Rheingletschers und seiner Alliierten schauten die Gipfel der Lägern und des Albishorn eben noch aus dem Eis heraus; am Rigi (1800 m) stand das Eis etwa bei 1400 m, am Pilatus (2132 m) bei 1200 m und im Gebiet des Aaregletschers, beispielsweise am Napf (1411 m), bei etwa 1000 m. Nun hatten zwar manche dieser Nunatakker eine Firnkappe oder gar eine kleine Eigenvergletscherung, aber trotzdem war selbst zur Zeit der größten Vereisung, noch genug freier Raum für *Triquetrella* vorhanden. Und da *Triquetrella* heute in unmittelbarer Nähe der Gletscher sehr gut gedeiht, worüber später die Rede sein soll, ist die Annahme keineswegs gewagt, daß unser Objekt auf den Nunakkern die Eiszeit überdauerte.

Die Vergletscherung auf der Südabdachung der Alpen unterscheidet sich von derjenigen am Nordhang: die Schneegrenze lag höher, der Abfall der Gletscher erfolgte rascher, das Abschmelzungsgebiet war bedeutend größer und die nicht mit Eis bedeckten Teile waren ausgedehnter, als auf der Nordseite der Alpen (Tafel IV). Dieser Unterschied drückt sich, wie wir sehen werden, auffallend deutlich in der Verbreitung der drei *Triquetrella*-Rassen aus.

Auf die Riss-Vergletscherung folgt die langandauernde Riss-Würm-Interglacialzeit. Dann stoßen die Gletscher erneut vor, alles Leben, was nicht fliehen kann (und dazu gehört unser Objekt) begrabend. Die Würmglätscher sind aber, jedenfalls auf dem Alpennordhang, viel weniger mächtig, als diejenigen zur Risszeit (vgl. Karte). Der Rhone-Aareglätscher brachte wohl am Jura an, überflutete ihn aber nicht und zwischen Rhone- und Rheingletscher blieben das Napfgebiet, das Aaretal von Wangen abwärts bis Koblenz eisfrei. Eisfrei blieb ferner das Rheintal von Schaffhausen bis Basel (s. Karte). Die Dauer der Würmeiszeit wird auf ungefähr 100000 Jahre geschätzt, die Postglacialzeit bis heute auf etwa 20000 Jahre (vgl. ZEUNER 1950 und die geologischen Werke von ALBERT HEIM: Geologie der Schweiz 1919, ROMAN FREI: Über die Ausbreitung der Diluvialglätscher in der Schweiz 1912, PAUL BECK: Eine Karte der letzten Vergletscherung der Schweizeralpen 1926, das Standardwerk über die Eiszeiten von PENK und BRÜCKNER 1901—1909 und WOLDSTEDT: Das Eiszeitalter, 2. Bd., 2. Aufl. 1954 und 1958).

Die Mehrzahl der Glaciologen sind darin einig, daß die Gründe für einen Gletschervorstoß nicht, oder doch nicht in erster Linie, in einer Vermehrung der Niederschläge, sondern in einem Sinken der Temperatur gesucht werden müssen und umgekehrt ein Gletscherschwund durch ein Ansteigen der Temperatur verursacht wird.

Die Temperaturerniedrigung war in der Würmeiszeit so stark, daß die Gletscher am Nordfuß der Alpen in einer baumlosen Tundra endeten, während die südalpinen Gletscher wohl stellenweise bis in Waldland vorstießen (vgl. WOLDSTEDT II, S. 171), denn die Baumgrenze lag im Süden bei 300—600 m.

„Manche Leser werden sich schon die Frage gestellt haben, was für klimatische Änderungen eine neue Eiszeit auslösen könnten. Die Erniedrigung der Temperaturanglinie um $3\frac{1}{2}$ — 4°C würde bei den Niederschlagsmengen der letzten Jahrzehnte für die Bildung eines Gletschers im Rhonetal genügen, der in der Gegend von Visp eine Mächtigkeit von rund 1400 m erreicht und dessen Zunge bis in das Becken des Genfersees vorstößt“ (KASSER 1959, S. 13).

4. Technische Angaben

Triquetrella überwintert auf dem Stadium der erwachsenen Raupe. Im frühen Frühjahr verlassen die Raupen die Winterquartiere und kriechen zum Anspinnen des Sackes und zur Verpuppung hoch. Das geschieht, je nach der Höhenlage, im März bis Juni. Fast unser gesamtes Freilandmaterial trugen wir auf dem Puppenstadium ein. Da die Weibchen flügellos sind und eine passive Verbreitung, wie bereits erwähnt, kaum in Frage kommt, können wir sicher sein, daß die Tiere, welche wir von einem Fundplatz eintragen, an Ort und Stelle aufgewachsen, also autochthon sind. Diese Feststellung ist für das folgende wichtig.

Da die Puppenruhe kurz ist und nur 14 Tage dauert, kamen wir manchmal zu spät zum Einsammeln. Da blieb nichts anderes übrig, als die Aufzucht von Freilandgelegten. Zum Chromosomenzählen können Freilandgelege nicht benutzt werden, denn die Eier dürfen nicht älter sein als höchstens $3\frac{1}{4}$ Std.

Jeder Fundplatz, von dem wir Material hatten, das wir chromosomal analysieren konnten, ist auf der farbigen Schweizerkarte (s. Ende der Arbeit, Tafel IV) eingetragen. Die verschiedenen Rassen halten wir mit verschiedenen Farben auseinander. Der Nichtschweizer wird sich auf unserer stummen Karte, etwa anhand der Seen, leicht orientieren können.

Lokalformen, bei welchen es uns aus dem einen oder anderen Grunde nicht glückte, die Chromosomenzahl zu ermitteln, sind in der Karte nicht aufgeführt, abgesehen von drei Ausnahmen, auf die wir zurückkommen werden.

Jede Lokalform erhält eine Nummer. In den Tabellen 1, 3 und 5 findet der Leser die Namen der Fundstellen. Wir numerieren auf der Karte von links nach rechts, zunächst zwischen den Längengraden 6° — $6^{\circ} 30'$ von Nord nach Süd, dann ebenso zwischen $6^{\circ} 30'$ — 7° von Nord nach Süd usw. Der leichteren Auffindbarkeit wegen numerieren wir die Fundplätze in den Tabellen außerdem noch laufend; die laufenden Nummern sind im Text mit L_1 , L_2 , L_3 usw. aufgeführt, die Kartennummern mit K_1 , K_2 , K_3 usw.

Es schien erst so, als ob die Verteilung der drei *Triquetrella*-Rassen in der Schweiz äußerst einfach wäre (vgl. SEILER 1946): auf den Nunatakkern die bisexuelle Form, im Mittelland (also zwischen Jura und den Voralpen) die diploid parthenogenetische

Triquetrella, und in den Alpen die tetraploid parthenogenetische Form. Sehr bald stellte sich aber heraus, daß die Verhältnisse komplizierter sind und nur ein sorgfältiges Beobachtungsnetz von den tatsächlichen Verhältnissen eine Vorstellung geben dürfte. Wir haben deshalb dieses Netz seit etwa 1940 bis heute nach Möglichkeit systematisch ausgebaut.

Um ein objektives Bild von der Wirklichkeit übermitteln zu können, war es unser Bestreben, das Beobachtungsnetz gleichmäßig über die ganze Schweiz auszubreiten. Das glückte uns aber nur unvollkommen, vor allem, weil *Triquetrella* mancherorts nicht gefunden werden konnte. Da oder dort sind gewölt Häufungen, so z. B. in der Gegend der Lägern (Tabelle 1, L₂₉, K₁₅₅); wir hofften, auch auf anderen Bergen der Umgebung die bisexuelle Form anzutreffen, fanden sie aber nicht. Die Gegend zwischen dem Rhone- und dem Rheingletscher der Würmeiszeit (Tafel IV) bevorzugten wir unserer Arbeitshypothese wegen. Die Region des Vierwaldstätter- und Zugersees reizte zu intensiver Analyse, weil hier ein Übergang von bisexuell zu tetraploid parthenogenetisch auf engem Raum angetroffen wird; die Dichtigkeit im Südzipfel der Schweiz (Tessin) deshalb, weil wir die bisexuelle und die diploid parthenogenetische Form vermuteten und zunächst nicht fanden und allerdings auch deshalb, weil wir seinerzeit, des 2. Weltkrieges wegen, die Landesgrenze nicht überschreiten konnten.

Unser Netz ist weniger dicht, als man wünschen wird, vor allen Dingen in Gegenden, in welchen *Triquetrella* schwer zu finden ist, wie im Schweizerischen Mittelland; jeder Landfleck ist kultiviert und die Lebensbedingungen für *Triquetrella* sind hier sehr ungünstig. Besonders bemüht hatten wir uns um die Nunatakker der Säntisgegend (vgl. Karte); doch scheint hier, aus einem nicht ersichtlichen Grunde, *Triquetrella* zu fehlen oder selten zu sein.

Wie unsere Karte zeigt, gibt es Fundplätze mit zwei *Triquetrella*-Formen; ein Fundplatz (Chasseron, Tabelle 1, L₃ und K₁₅) hat sogar auf engstem Raum alle drei Rassen nebeneinander. Daraus ergibt sich für uns, daß wir jede Population genau zu analysieren hätten, experimentell und chromosomal. Hier aber sind uns aus zeitlichen Gründen Grenzen gesetzt, die wir nicht überschreiten konnten. Wir sind überzeugt, daß die Zahl der Fundplätze mit gemischtem Bestand, größer ist, als unsere Karte zeigt; sie wird also nur ein annähernd richtiges Bild geben.

Danksagung. Ich (SEILER) habe wieder vielen treuen Helfern zu danken. Nicht genug kann ich Verwalter TÖPPEL (Zool. Inst. E.T.H.) danken, der mit einem besonderen Detektor-Sensorium für *Triquetrella* begabt, mir von Beginn der Arbeit bis heute mit Passion beim Suchen von Freilandmaterial geholfen hat. Gleiches gilt für meine frühere Laborantin LENTI MÜLLER, jetzt Frau GROB, und für meine früheren Assistenten, Frau Priv.-Doz. Dr. NARBEL-HOFSTETTER, Dr. FLORIN, Dr. SAUTER, jetzt Kustos am Entomologischen Institut der E.T.H. und für Herrn Lehrer WEBER.

Besonderen Dank schulde ich ferner den österreichischen Entomologen LEO SIEDER (Klagenfurt, Kärnten), HERBERT MEIER (Knittelfeld, Steiermark) und Dr. J. KLIMESCH (Linz a. d. D.). Dank ihrer Hilfe konnten die Verhältnisse in den Ostalpen geklärt werden.

All den Genannten und vielen Nichtgenannten (s. Tabelle 8 und 9) danke ich von Herzen für ihre Hilfe bei der Materialbeschaffung. Ihnen sei diese Arbeit gewidmet!

Endlich habe ich Dr. HANKE vom Geologischen Institut der E.T.H. für Ratschläge in glaciologischen Fragen, den Kollegen IMHOF, GUTTERSON, WINKLER und DÜRST für Hilfe in kartographischer Hinsicht und den Kollegen JAKOB und KASSER für die Hinweise auf die Literatur über die Bewegungen der Schweizer Gletscher, im besonderen des Rhonegletschers, herzlich zu danken.

II. Die Befunde

1. Die Verbreitung von *Triquetrella* in der Schweiz und weitere biologische Analyse der drei Rassen

a) **Die bisexuelle Form.** α) *Die Verbreitung.* Der sichere Nachweis der bisexuellen *Triquetrella* für einen bestimmten Fundplatz ist nicht so leicht, wie es scheinen mag. Schlüpfen aus dem meist spärlichen Freilandmaterial mehrere Männchen, so ist ohne chromosomal Untersuchung und ohne Aufzuchtexperimente klar, daß die bisexuelle Form vorhanden ist. Schlüpft aber nur ein Männchen, so bleibt die Möglichkeit, daß es aus einem Gelege der diploid parthenogenetischen Form entstanden sein könnte (vgl. SEILER 1960, Tabelle 3, S. 40).

Also müssen auch Weibchen zur Prüfung vorhanden sein. Die Weibchen aller bisexuellen Lokalformen strecken unmittelbar nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle die Legeröhre (Abb. 1c) und warten auf die Begattung. Bleiben die Männchen aus, so wird die Legeröhre nach einigen Stunden des Werbens eingezogen (vgl. Abb. 1a), um in der Frühe der folgenden Tage erneut vorgestreckt zu



Abb. 1a—d. *Solenobia triquetrella*.
 a Eben geschlüpftes Weibchen;
 b parthenogenetisches Weibchen in
 Eiablage begriffen;
 c bisexuelles
 Weibchen, Legeröhre streckend,
 wartet auf das Anfliegen des Männ-
 chens;
 d Männchen. Vergr.: a—c
 etwa 7mal; d 4mal

werden. Schon am ersten Tag nach dem Schlüpfen, oder doch in den nächsten Tagen, versuchen bisexuelle Weibchen, wenn die Männchen ausbleiben, unbesamte Eier zu legen; sie biegen das Abdomen ein (Abb. 1b), senken die Legeröhre in die Tiefe des Sackes und es glückt ihnen oft, einige bis viele unbesamte Eier zu legen (SEILER 1959, Tabelle 3, S. 108).

Jetzt wird man unsicher, denn die Weibchen solcher diploid parthenogenetischer Lokalformen, welche der bisexuellen *Triquetrella* in ihren Instinkten noch nahestehen (SEILER 1960), strecken, unmittelbar nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle, auch die Legeröhre vor, gelegentlich einige Stunden lang, bevor sie sich zur Ablage unbesamter Eier entschließen.

Man sieht, zur sicheren Analyse der Population eines Fundplatzes sind Aufzuchtexperimente meist unerlässlich, vor allen Dingen dann, wenn der Verdacht

Tabelle 1. *Die bisexuelle Form. Fundplatzverzeichnis*

● Fundplatz rein bisex.; ○ bisex. und tetraploid; ⊖ alle drei Rassen; ◑ bisex. und diploid parth. mit XO; ◒ bisex. und diploid parth. mit XY.

Lfd. Nr.	Kart- ten- Nr.		Fundplatz	Kanton	Ungewöhn- liche Fundplatz- höhe m	Berg- höhe m	Durch Auf- zucht geprüft Kultur-Nr. und Zuchtjahr
1	1	●	Dt. de Vaulion	Waadt	1200—1300	1487	35, 1944/45
2	25	●	Fleurier, „La Caroline“ .	Neuenburg	750		32, 1944/45
3	26	⊖	Chasseron, Gipfelregion	Waadt	1550—1611	1611	36, 1944/45
4	40	●	Rochers de Naye, Sautodoz	Waadt	1820	2045	33, 1944/45
5	41	●	Rochers de Naye, Les Dentaux	Waadt	1700		
6	48	●	Nods	Bern	1000		36, 1943/44
7	49	●	Biel	Bern	480		26, 1944/45
8	58	⊖	Gurten Süd bei Bern . .	Bern	600—700	860	—
9	61	●	Schwarzenburg-Guggis- berg	Bern	900	1293	21, 1946/47
10	62	●	Rüti bei Riggisberg, Sonnhalden	Bern	900—1000	1023	27, 1949/50
11	63	⊖	Sangernboden an der kalten Sense	Bern	950		
12	70	●	Charmey	Freiburg	900		—
13	109	●	Sumiswald	Bern	700—800		22, 1946/47
14	110	●	Napf bei Entlebuch . .	Luzern	1000—1100	1410	34, 1944/45
15	111	●	Walkringen-Aspiegg . .	Bern	700	920	26, 1948/49
16	112	●	Signau-Niedermatt . .	Bern	750		27, 1948/49
17	113	●	Trubschachen	Bern	750		30, 1944/45
18	114	●	Escholzmatt-Rüttihus .	Luzern	900—950		20, 1945/46
19	115	●	Heitern, Belpberg . . .	Bern	600—650		28, 1948/49
20	116	●	Gelterfingen, Belpberg .	Bern	600—650	895	24, 1948/49
21	117	⊖	Oberdiessbach-Gummi .	Bern	720—850	1021	23, 1948/49
22	118	●	Röthenbach-Bonarli . .	Bern	900		—
23	119	●	Schangnau-Stössli . . .	Bern	1050		—
24	120	●	Falkenfluh bei Oberdiess- bach	Bern	780	1024	—
25	121	●	Heimberg, nördlich Thun	Bern	600—650		22a, 22b 1948/49
26	122	●	Thun	Bern	700		28, 1944/45
27	124	●	Sigriswil	Bern	800		—
28	155	●	Lägern bei Baden . . .	Aargau	850—860	863	viele
29	179	●	Rigi-Kaltbad	Luzern	1380	1467	31, 1944/45
30	181	●	Entlebuch, Kries- baumenwald	Luzern	900	933	29, 1948/49
31	182	●	Pilatus-Tomlishorn . . .	Unterwalden	2100	2132	T, 1947/48
32	183	●	Pilatus-Esel	Unterwalden	2100	2123	—
33	186	●	Lopperberg bei Stans- staad	Unterwalden	450	965	19, 1946/47
34	189	●	Stans	Unterwalden	450		2, 1945/46
35	190	●	Büren-Giegel bei Stans .	Unterwalden	650—700	1013	20, 1946/47
36	194	●	Flühli, Entlebuch . . .	Unterwalden	1300		—
37	216	●	Strahlegg am Schnebel- horn	Zürich	1080	1204	26, 1946/47
38	217	●	Schnebelhorn	Zürich	1100	1292	XII, 1947/48
39	222	●	Albishorn bei Hausen . .	Zürich	850—913	913	viele
40	228	●	Hohe Rhone bei Biber- brücke	Zürich	900—1100	1191	35, 1943/44
41	231	●	Lothenbach bei Walchwil	Zug	450		18, 1946/47
42	232	●	Walchwil	Zug	450		—
43	233	●	Rossberg bei Goldau . .	Schwyz	1300—1560	1562	23, 1946/47

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Kartennr.		Fundplatz	Kanton	Ungefähr Fundplatzhöhe m	Berghöhe m	Durch Aufzucht geprüft Kultur Nr. und Zuchthjahr
44	235	●	Goldau	Schwyz	550		—
45	236	●	Brunni am Mythen . . .	Schwyz	1112		—
46	237	●	Hasli-Holzegg am Mythen	Schwyz	1100	1407	24, 1946/47
47	241	●	Rotschuh bei Gersau	Schwyz	470		27 a, 1946/47
48	238	●	Alp Gspaa am Mythen .	Schwyz		1407	
49	266	●	Rovio	Tessin	550		73, 1943/44
50	282	●	Midegg bei Rehetobel .	Appenzell	850		29, 1944/45
51	287	●	Ziegelbrücke	Glarus	450—550		16, 1953/54
52	289	●	Dürschlägi bei Amden .	St. Gallen	1164		15, 1953/54
53	290	●	Hinter-Altschen bei Amden	St. Gallen	1400		—
54	291	●	Niederurnen	Glarus	440		26, 1949/50
55	296	●	Näfels	Glarus	440		—

besteht, daß neben der bisexuellen *Triquetrella* auch die diploid parthenogenetische Form vorhanden sein könnte. Wir haben deshalb von fast allen bisexuellen Lokalformen mindestens ein unter Kontrolle entstandenes Gelege aufgezogen (Tabelle 1, letzte Kolonne) und verzichteten nur dann auf das Aufzuchtexperiment (das ein Jahr dauert!), wenn wir ausreichendes Freilandmaterial für einen Fundplatz zur Verfügung hatten.

Die Tabelle 1 gibt ein Verzeichnis der Fundplätze der bisexuellen Form und die stumme Schweizerkarte (Tafel IV) zeigt ihre geographische Verteilung. Der Übersichtlichkeit wegen trugen wir die bisexuellen Fundplätze in Tafel I noch separat in eine Kartenskizze ein; diese ist ebenfalls am Schluß der Arbeit eingehetzt.

Es versteht sich von selbst, daß die letzte und vorletzte Vergletscherung für die heutige Verteilung der *Triquetrella* in der Schweiz maßgebend sein muß, wenn die Verteilung überhaupt von der Vergletscherung abhängig ist.

Wir stellen nun als erstes fest, daß die bisexuelle *Triquetrella* entlang des Jura-höhenzuges vereinzelt angetroffen wird (Tafel I u. IV, K₁, K₂₅, K₂₆, K₄₈ K₄₉ und K₁₅₅; K₁₅₅ ist der Lägernfundplatz). All diese Fundplätze waren schon in der Risseiszeit eisfrei oder sind doch in der Nähe der Riss-Nunatakke; sie liegen außerdem an der Grenze der Würmgletscher. Nach unserer Arbeitshypothese ist hier die bisexuelle Form zu erwarten.

Zwischen K₄₉ und K₁₅₅ (Lägern) scheint sie zu fehlen; eingehend haben wir allerdings nur den Baslerjura (vgl. Tafel IV, K₈₉—K₉₈) und den Aargauerjura (vgl. etwa K₁₄₀—K₁₆₁ der Karte) abgesucht. Hier hat sich der Übergang der bisexuellen Form in die diploid parthenogenetische, so dürfen wir wohl annehmen, schon vollzogen. Es sieht also so aus, als ob der Umwandlungsprozeß in der Ostschweiz weiter gediehen wäre als im Westen; im Westen haben wir auf den Jura-höhen zwar auch die diploid parthenogenetische Form, aber außerdem noch da und dort die bisexuelle. Wir werden auf diese Vermutung zurückkommen.

Wir stellen als zweites fest, daß die Mehrzahl der bisexuellen Fundplätze sich auf einer Linie befindet, welche die Einmündung der Rhone in den Genfersee im Westen mit der Einmündung des Rheines in den Bodensee im Osten verbindet.

Das ist aber, wie einleitend erwähnt, die Zone der Voralpen-Nunatakker der Risseiszeit, die natürlich auch in der Würmeiszeit eisfrei waren. Oder die Fundplätze liegen zwischen dem Rhone- und dem Rheingletscher der Würmeiszeit (vgl. Tafel I u. IV), ebenfalls also in einer Zone, die nicht mit Eis überdeckt war (K₁₀₉–114, 118, 119).

Das sind wiederum Feststellungen, welche mit unserer Arbeitshypothese in Übereinstimmung stehen und ihre Richtigkeit bestätigen.

In der Risseiszeit war in dem zuletzt genannten Gebiet nur der Napf K₁₁₀ eisfrei (vgl. Tafel IV). Nach dem Zurückweichen der Rissgletscher ist die bisexuelle *Triquetrella* nachgewandert und ist in der Napfgegend bis heute zum Teil bisexuell geblieben. Zu dem gleichen Schluß kommen wir, wenn wir das Gebiet betrachten, das vom Aaregletscher der Würmeiszeit überflutet war (Tafel IV). Hier haben wir heute noch die bisexuellen Lokalformen K_{58, 115–117, 120–122, 124} (vgl. Tafel I u. IV). Als der Aaregletscher Land freigab, ist also *Triquetrella* in der bisexuellen Form nachgewandert und ist dann erst auf ihrer Wanderung alpenwärts zur diploiden und dann zur tetraploiden Parthenogenese übergegangen; man verfolge auf der Karte z. B. den Weg von K₁₂₁ → K₁₂₂ → K₁₂₃ → K₁₂₇ → K₁₃₀ → K₁₃₂ bis K₁₃₃ oder K₁₃₄.

Daß *Triquetrella* nach dem Zurückweichen der Würmgletscher zunächst in der bisexuellen Form nachwanderte, zeigt sich auch anderwärts: so im Nunatakgebiet der Churfürsten. Hier haben wir zwar nur für zwei Lokalitäten in der Gegend von Amden die bisexuelle Form nachgewiesen und geprüft (K_{289, 290}). Nach neuen Beobachtungen dürfte sie aber zum mindesten im Speer- und Mattstockgebiet da und dort noch vorhanden sein. Nach dem Rückzug des Linthgletschers ist die bisexuelle *Triquetrella* nachgewandert und im Talboden vermehrt sie sich heute noch bei Niederurnen (K₂₉₁), in Näfels (K₂₉₆) und in Ziegelbrücke (K₂₈₇) zweigeschlechtlich. An den beiden letzten Fundplätzen ist die Umwandlung zur diploid parthenogenetischen Form heute aber im Gang (vgl. Tafel IV). Weiter taleinwärts haben wir schon von Netstal ab (K₂₉₈) die tetraploide Form (K₂₄₄, K₃₀₅).

Zusammenfassend kann man für die Nordabdachung der Zentralalpen also das folgende sagen:

1. *Triquetrella* vermehrt sich auf den Inselbergen vielerorts heute noch bisexuell. Die Umwandlung zur Parthenogenese kann aber schon auf den Inselbergen beginnen und bisexuelle Stämme und diploid parthenogenetische Linien nebeneinander sein, wie beispielsweise auf der Lägern (K₁₅₅); ausnahmsweise können selbst alle drei *Triquetrella*-Formen vorhanden sein; so auf dem Chasseron (K₂₆). Oder der Übergang zur diploiden Parthenogenese ist ganz vollzogen, wie auf den meisten Jurahöhen, vor allen Dingen denjenigen des Aargauer- und Baslerjuras und auf vielen Nunatakern der Voralpen (vgl. Tafel IV).

2. Die Ausbreitung der *Triquetrella* nach dem Rückzug der Gletscher dürfte in der Regel in der bisexuellen Form erfolgt sein. Das folgt für die Rissvergletscherung aus der Tatsache, daß in der weiteren Umgebung des Napf (K₁₁₀) die Vermehrung von *Triquetrella* heute noch bisexuell ist (vgl. Karte) und für die Würmvergletscherung wurde dasselbe an zwei Beispielen aus dem Gebiet des Aaregletschers und dem des Linthgletschers demonstriert.

Eine dritte Feststellung betrifft die Verhältnisse auf der Südabdachung der Zentralalpen. Wir folgerten ursprünglich, daß dieselben Verhältnisse, welche wir auf dem Nordhang der Alpen haben, auf dem Südhang wiederkehren müßten. Erst als die Erwartung durch unsere Beobachtungen über die Verbreitung der *Triquetrella*-Rassen im Tessin nicht bestätigt wurden, suchten wir bei den Glaciologen Rat und hörten, wie in der Einleitung schon erwähnt, daß die Vergletscherung im Süden der Alpen ganz andere Züge hat, als diejenige im Norden (vgl. S. 264) und daß unsere Vermutung, vom Standpunkt des Glaciologen aus gesehen, nicht berechtigt sein dürfte.

Wir fanden im Tessin fast ausschließlich die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella*: die diploid parthenogenetische suchten wir zunächst vergebens und von der bisexuellen fanden wir nur ein Männchen bei Rovio (Tabelle 1, L₄₉, K₂₆₆).

Wir prüften dieses Tier morphologisch und im Kreuzungsexperiment und können mit absoluter Sicherheit feststellen, daß es ein *Triquetrella*-Männchen war, denn die Kopulation mit einem frischgeschlüpften *Triquetrella*-Weibchen erfolgte augenblicklich und stürmisch; keine andere *Solenobia*art kopuliert spontan mit *Triquetrella* (vgl. SEILER-PUCHTA 1956)! Dieses Männchen kann auch nicht aus dem Gelege eines tetraploid parthenogenetischen Weibchens entstanden sein, denn diese Form ist nach unseren ausgedehnten experimentellen Befunden, die sich auch auf tetraploide Tessiner Lokalformen, darunter Rovio, erstrecken (SEILER-PUCHTA 1956), rein thelytok; es muß vielmehr der bisexuellen Form angehören, von der wir allerdings kein zweites Tier finden konnten, trotz wiederholten Suchens (Fundstelle: Wegmäuerchen, da wo der Fußweg vom Generoso über die Alpe di Melano in die Terasse von Rovio ausmündet).

Ob wir die bisexuelle Form gefunden hätten, wenn wir seinerzeit außerhalb der Landesgrenzen die ausgedehnten Nunatakker der Alpensüdseite (vgl. Tafel IV) hätten absuchen können? Vermutlich würde sie sich, da oder dort, wohl noch finden lassen, dies erschlossen aus den Verhältnissen in den Ostalpen, die wir im nächsten Kapitel schildern werden.

Der Leser, der die Geographie der Schweiz nicht kennt, mag auf die Vermutung kommen, daß die geschilderte Verteilung der bisexuellen Form ihren Grund darin haben könnte, daß die Lebensbedingungen an den bisexuellen Fundplätzen übereinstimmend sind. Davon kann aber keine Rede sein. Die Lebensbedingungen können denkbar verschieden sein, was Nahrung, Klima, geologischen Untergrund usw. anlangt; man findet die bisexuelle *Triquetrella* in den Gipfelregionen des Jura und der Voralpen unter Steinen oder am anstehenden Fels, aber auch in der Ebene im Föhren- oder Buchenholzwald oder an Trockenmauern.

Wir haben bereits einleitend erwähnt, daß die bisexuelle *Triquetrella* eine Tendenz zur Parthenogenese zeigt. Alle Weibchen bisexueller Lokalformen versuchen unbesamte Eier zu legen, wenn die Begattung ausbleibt. Der Mehrzahl der unbegatteten Weibchen gelingt es auch, mehrere bis viele Eier zu legen (vgl. SEILER 1959, Tabelle 3, S. 106—107). Außerdem steht fest, daß wohl alle unbesamten Eier einen Anlauf zur Entwicklung nehmen (SEILER 1960, S. 78 u. f.), daß diese aber bald auf Abwege gerät und der Embryo abstirbt. Nur selten führt die Entwicklung bis zu schlüpfenden Räupchen, die sich aber in unseren Experimenten nicht als lebensfähig erwiesen.

Besondere Beachtung verdienen nun die Fundplätze mit gemischten Populationen, an denen doch wohl der Übergang von einer Vermehrungsart zur anderen im Gange sein muß. Es erhebt sich die Frage: besteht ein Unterschied in der Stärke der Tendenz zur Parthenogenese zwischen der bisexuellen *Triquetrella* von gemischten Fundplätzen und solchen, die rein bisexuell sind? In der Zusammensetzung der Tabelle 3 (SEILER 1959, S. 106—107) sind zwei Fundplätze mit gemischten Populationen; es sind das Linz a. d. D. (vgl. das folgende Kapitel) und Oberdiessbach (K₁₁₇) in Linz sind am gleichen Fundplatz alle drei *Triquetrella*-Rassen vorhanden, in Oberdiessbach nur zwei, die bisexuelle und die diploid parthenogenetische Form. Aus dem Vergleich der Zahlen ergibt sich, daß kein greifbarer Unterschied in der Stärke der Tendenz zur Parthenogenese vorhanden ist.

Außerdem haben wir die bisexuelle Form von zwei weiteren gemischten Fundplätzen (Lägern K₁₅₅ und Ziegelbrücke K₂₈₇) geprüft, die Lägernform sehr eingehend und an verschiedenen Stämmen und in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen. Das Resultat ist dasselbe: es existiert eine Tendenz zur Parthenogenese, sie ist aber nicht größer als bei anderen bisexuellen Lokalformen; weder ist die Zahl der unbesamt abgelegten Eier im Durchschnitt größer, noch entwickeln sich diese, soweit wir wissen, weiter, als bei rein bisexuellen Fundplätzen.

β) *Das Sexualverhältnis*. Man kann die Parthenogeneseprobleme nicht diskutieren, ohne genau orientiert zu sein über das Sexualverhältnis der bisexuellen Form. Aus früheren Aufzuchtexperimenten (vgl. SEILER 1959, S. 107) war schon zu erkennen, daß das Sexualverhältnis ungefähr normal sein dürfte. Der Grad der Sicherheit unserer Feststellung befriedigte uns aus verschiedenen Gründen nicht. Wir nehmen deshalb das Thema erneut auf. Die in der vorliegenden Arbeit (vgl. Tabelle 1) erwähnten Aufzuchten ergaben 1305 ♀: 1273 ♂; das ist ein Verhältnis von 1:0,975. Da die Aufzucht bei unserem Objekt aber schwer ist und lange dauert und deshalb die Verluste relativ groß sind, können Resultate aus Aufzuchten nicht verpflichtend sein.

Ganz sicher geht man, wenn man das Sexualverhältnis an eben aus der Eischale schlüpfenden Räupchen bestimmt; die männlichen Räupchen haben ein Heroldsches Organ (H.O.), die ektodermale Anlage der männlichen Kopulationsorgane. Auf Schnittpräparaten findet man das H.O. leicht. Die weiblichen Tiere haben kein H.O.

Frühere Befunde sind in Tabelle 2, 1—7 und 8 zusammengefaßt. Nur die Lokalform von Zirbitzkogel (8) schien ein anomales Sexualverhältnis zu haben. Das könnte aber ein Zufallsresultat sein! Außerdem ist zu bedenken, daß die Gelege, welche wir benützten, unter Laboratoriumsbedingungen entstanden sind und daß Freilandgelege ein anderes Resultat ergeben könnten: die Reduktionsteilung könnte gerichtet, die Verteilung der X also nicht rein zufallsmäßig sein (vgl. SEILER 1920)!

Wie zu vermuten war, ergaben aber zwei neue, unter Laboratoriumsbedingungen entstandene Gelege, auch für Zirbitzkogel ein normales Sexualverhältnis (Tabelle 2, 9, 10); damit stimmt das Resultat aus Freilandgelegen vom Zirbitzkogel überein (Tabelle 2, 11—17). Vielleicht ist mit einem kleinen Überschuß an Männchen zu rechnen.

Von einem zweiten bisexuellen Fundplatz der Ostalpen, vom Zinken (Tabelle 2, 18—31) hatten wir ein großes Material an Weibchen und Männchen zur Verfügung. Auch hier resultierte ein annähernd normales Sexualverhältnis mit einem kleinen Männchenüberschuß; dasselbe trifft zu für eine dritte bisexuelle Lokalform (Ringkogel), von der wir drei Freilandgelege schlüpfen ließen und die Räupchen prüften.

Da unsere Prüfung sich auf eine ganze Anzahl räumlich weit auseinanderliegender bisexueller Lokalformen erstreckt und auf Freiland- und Laboratoriumsmaterial, dürfen wir heute wohl mit Bestimmtheit annehmen, daß das Sexualverhältnis der bisexuellen *Triquetrella* allgemein ungefähr normal ist.

Der Gedanke mußte sich aufdrängen, daß die Entstehung der Parthenogenese in Zusammenhang stehen könnte mit einem abweichen den Sexualverhältnis der bisexuellen Form. Solchen Ideen ist nun, wie es scheint, ein für allemal der Boden entzogen.

Auffällig ist ein immer wiederkehrender leichter Überschuß an Männchen. Die χ^2 -Probe ergibt, daß die Abweichung vom 1:1 Verhältnis hoch gesichert ist; also ist die Verteilung des X in der Reduktionsteilung doch nicht ganz zufallsmäßig. Wir werden später auf eine interessante Bestätigung dieser Feststellung stoßen (vgl. S. 283).

Für die Parthenogeneseprobleme ist noch eine kurze Orientierung über die Schlüpfzeiten der beiden Geschlechter notwendig. Die Abb. 2 faßt unsere Beobachtungen an Aufzuchten bisexueller Stämme zusammen. Es ist für *Triquetrella* typisch, daß zuerst die Weibchen schlüpfen. Die Zahl derselben hat am 2. Schlüpf tag bereits das Maximum erreicht; am 4., 5. und 6. Tag schlüpfen nur noch wenige Weibchen. Erst vom 2. Schlüpf tag ab erscheinen die Männchen; am 4. Schlüpf tag haben sie ihr Maximum; am 7. Tag schlüpfen die letzten Männchen einer unter optimalen Bedingungen geführten Aufzucht. Daß die Weibchen zuerst erscheinen, ist zweckmäßig; so besteht, wenigstens theoretisch, die Chance, daß alle Weibchen begattet werden, denn unbegattete Weibchen können einige Tage auf das Anfliegen der Männchen warten, und ein Männchen kann mehrere Weibchen begatten. Die Lebensdauer der Männchen dürfte in der freien Natur kaum mehr als 4 bis 5 Tage betragen.

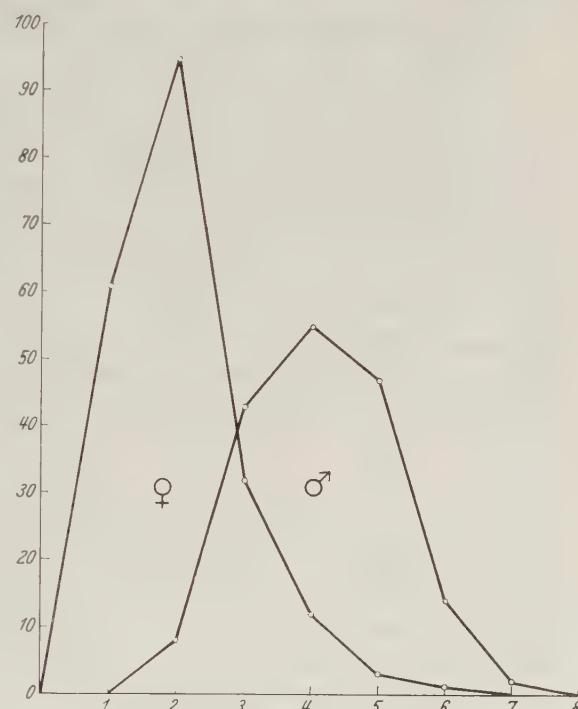


Abb. 2. Schlüpfdaten für die beiden Geschlechter in Geschwisterkulturen. Abszisse: Schlüpfstage. Ordinate: Zahl der Tiere

Tabelle 2. Das Sexualverhältnis von verschiedenen Lokalformen der bisexuellen *Triquetrella*, ermittelt an frisch geschlüpften Räupchen

Nr. 9—34 sind neue Daten; H.O. = Heroldsches Organ.

Nr.	Lokalformen	Bemerkungen	Zahl der Gelege	Zahl der Räupchen	Verluste	Räupchen ohne H.O. = %	Räupchen mit H.O. = %	In %	
								♀	♂
1—7	Thun, Oberdiessbach, Bürglen, Schnebelhorn, Linz a.d. Donau, Saualpe (Kärnten) (vgl. Tabelle 4, S. 108, SEILER 1959)	Kopulation und Ablage im Labor	12	797	8	387	402	49,0	51,0
8	Zirbitzkogel, Winterleitenhütte (Steiermark) (vgl. Tabelle 4, S. 108, SEILER 1959)	Kopulation und Ablage im Labor	2	145	8	53	84	38,7	61,3
9	Zirbitzkogel, Winterleitenhütte (Steiermark)	Kopulation und Ablage im Labor	1	95	5	45	45		
10	desgl.	desgl.	1	74	3	35	36		
9—10			2	169	8	80	81	49,7	50,3
11	Zirbitzkogel, Winterleitenhütte (Steiermark)	Freilandgelege	1	63	1	32	30		
12	desgl.	desgl.	1	98	2	51	45		
13	"	"	1	96	2	38	56		
14	"	"	1	74	—	38	36		
15	"	"	1	70	1	32	37		
16	"	"	1	66	—	28	38		
17	Zirbitzkogel, Kulmerhütte	"	1	55	—	27	28		
11—17			7	522	6	246	270	47,7	52,3
9—17			9	691	14	326	351	48,2	51,8
18	Zinken, Rottenmanner Tauern (Steiermark)	Kopulation und Ablage im Labor	1	61	—	26	35		
19	desgl.	desgl.	1	74	1	28	45		
20	"	"	1	69	2	36	31		
21	"	"	1	91	—	41	50		
22	"	"	1	65	1	32	32		
23	"	"	1	48	—	27	21		
24	"	"	1	60	2	27	31		
25	"	"	1	59	7	24	28		
26	"	"	1	54	1	30	23		
27	"	"	1	81	5	25	51		
28	"	"	1	93	1	50	42		
29	"	"	1	84	—	42	42		
30	"	"	1	37	—	15	22		
31	"	"	1	101	1	54	46		
18—31			14	977	21	457	499	47,8	52,2
32	Ringkogel, Rottenmanner Tauern (Steiermark)	Freilandgelege	1	47	1	21	25		
33	desgl.	desgl.	1	62	1	27	40		
34			1	61	1	30	30		
32—34			3	170	3	78	89	46,7	53,3
1—34			40	2780	54	1301	1425	47,7	52,3

b) Die diploid parthenogenetische Form. *α) Die Verbreitung.* Die farbige Karte am Schluß der Arbeit (Tafel IV) zeigt die Verbreitung der diploid parthenogenetischen *Triquetrella*. In der Tafel II sind die diploid parthenogenetischen Fundplätze separat dargestellt und die Tabelle 3 gibt das Fundortsverzeichnis, wobei die letzte Kolonne orientiert über Aufzuchten parthenogenetischer Gelege (die Kulturen 1—14) und über die F_1 -Zuchten (parth. ♀ × ♂); das sind die Kulturen mit den höheren Nummern.

Es gibt zwei Wege, den Bestand eines parthenogenetischen Fundplatzes zu analysieren:

1. hat man zur richtigen Zeit fixierte Gelege zur Verfügung, so kann man auf direktem Wege die Chromosomenzahl bestimmen.

2. kann das auch auf indirektem Wege geschehen durch Kreuzung der parthenogenetischen Weibchen mit Männchen der bisexuellen Rasse. Voraussetzung ist, daß man im Moment des Schlüpfens des Weibchens aus der Puppenhülle ein kopulationsbereites Männchen der bisexuellen Rasse zur Verfügung hat. Kreuzt man tetraploide Weibchen, so erhält man in F_1 triploide Intersexe (SEILER 1958, 1959); hat man zur Kreuzung aber ein diploid parthenogenetisches Weibchen benutzt, so erhält man in F_1 die reinen Geschlechter, außerdem oft einige gynanderartige sexuelle Mosaiktiere (vgl. SEILER 1960). Dieser zweite Weg ist mühsam, denn man muß die F_1 hochziehen; er führt aber ebenso sicher zum Ziel, wie der direkte Weg. Soweit wir die Möglichkeit hatten, haben wir beide Methoden benutzt (vgl. Tabelle 3 und 5).

Die diploid parthenogenetische Form findet man, wie die Karten Tafel II und IV zeigen, im ganzen Juragebiet und im ganzen schweizerischen Mittelland, außerdem in den Voralpen auf der Nordabdachung der Alpen. Es besteht darüber also kein Zweifel, daß auf Gebiete mit der bisexuellen Form in der Regel solche mit der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* folgen; wo die tetraploide Form direkt an die bisexuelle anstößt oder anzustoßen scheint, wie in der Gegend des Vierwaldstättersees (vgl. auf der Karte K_{182—183}), ist unser Beobachtungsnetz sicher nicht engmaschig genug, denn die Umwandlung erfolgt hier auf engstem Raum. Im Extrem kann ja ein Fundplatz alle drei *Triquetrella*-Formen aufweisen (Chasseron-Gipfelregion, L₂₀, K₂₈).

*Die postulierte räumliche Sukzession: bisexuelle *Triquetrella* → diploid parthenogenetische Form besteht also tatsächlich für den Nordhang der Zentralalpen.*

Auf der Südabdachung der Schweizeralpen schien die diploid parthenogenetische Form ganz zu fehlen, denn alle Chromosomenzählungen ergaben die tetraploide Zahl (vgl. die farbige Karte, Tafel IV), und alle durchgeföhrten Kreuzungen ergaben triploide Intersexe (vgl. Tabelle 5) mit einer Ausnahme, die sich auf den Fundplatz K₃₁₈ Alpe di Melano (919 m) am Nordhang des Generoso (Tessin) bezieht; der Fundplatz liegt zwischen Bellavista (1223 m K₃₁₉) und Rovio (508 m, K₂₆₆).

Zählungen an zwei Gelegen von Freilandweibchen der Alpe di Melano ergaben die tetraploide Chromosomenzahl. Ein drittes Freilandweibchen konnten wir kreuzen mit einem Männchen einer rein bisexuellen Lokalform (= Kultur 74). Wir erwarteten in F_1 triploide Intersexe, erhielten aber die reinen Geschlechter (63 ♀: 27 ♂), außerdem 13 Gynander. Ein Teil der F_1 -Weibchen verweigerte die

Tabelle 3. *Die diploid parthenogenetische Triquetrella. Fundplatzverzeichnis*

◎ Lokalform mit XY; ● Lokalform mit XO. *Gemischte Fundplätze*: ① diploid parth. XY und XO; ② bisexuell und diploid parth. XY; ③ bisexuell und diploid parth. XO; ④ diploid parth. XY und tetraploid; ⑤ diploid parth. XO und tetraploid; ⑥ alle drei Formen.

Lfd. Nr.	Karten- Nr.		Fundplatz	Kanton	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
						Kultur- Nr.	Zucht- jahr
1	2	◎	Le Pont, Vallée de Joux	Waadt	3	22, 78, 1944/45	
2	3	◎	Le Lieu, Vallée de Joux	Waadt	1	—	
3	4	?	Molendruz, Vallée de Joux	Waadt	1	—	
4	5	?	L'Orient bei Le Sentier	Waadt	1	—	
5	6	●	Mont Tendre	Waadt	1	—	
6	7	◎	Montricher	Waadt	4	12, 55, 1943/44	
7	8	◎	L'Isle	Waadt	3	7, 51, 1943/44	
8	9	●	Gimel, nördlich Rolle	Waadt	4	—	
9	10	●	Longirod, nordwestlich Rolle	Waadt	2	53, 1944/45	
10	11	●	Le Vaud, nördlich Nyon	Waadt	2	—	
11	12	●	Le Muids, nördlich Nyon	Waadt	3	75, 1944/45	
12	13	◎	St. Cergues	Waadt	6	20, 1945/46	
13	14	●	Vich, nördlich Nyon	Waadt	3	—	
14	15	●	Bursins bei Rolle	Waadt	3	57, 1944/45	
15	16	●	Nyon	Waadt	2	—	
16	20	?	Saconnex	Genf	1	—	
17	21	◎	Genf-Florissant	Genf	4	8, 1943/44, 45, 1944/45	
18	23	◎	Chaumont	Neuenburg	3	9, 50, 1943/44	
19	24	◎	La Coudre bei Neuchâtel	Neuenburg	3	10, 52, 1943/44	
20	26	●	Chasseron	Waadt	3	36, 1944/45	
21	27	●	Payerne	Waadt	2	39, 1944/45	
22	28	◎	Cossonay	Waadt	2	—	
23	29	◎	Echallens	Waadt	4	—	
24	30	●	Rue a. d. Broye	Freiburg	4	—	
25	31	◎	Bremblens, nördlich Morges	Waadt	3	70, 1944/45	
26	32	●	Lonay bei Morges	Waadt	1	—	
27	33	◎	Lausanne	Waadt	3	11, 53, 1943/44	
28	34	●	Tour de Gourze, östlich Lau- sanne	Waadt	1	—	
29	35	●	Châtel St. Denis	Freiburg	3	—	
30	37	●	Chexbres am Genfer See	Waadt	1	—	
31	39	●	Montreux	Waadt	2	—	
32	42	●	Rochers de Naye, Supplys de Souchaud	Waadt	4	76, 1944/45	
33	43	①	Villeneuve	Waadt	1	—	
34	44	●	Aigle	Waadt	6	74, 1944/45	
35	46	◎	Moutier	Bern	3	54, 1944/45	
36	47	◎	Villeret, Val St. Imier	Bern	6	6, 47, 48, 1943/44	
37	49	●	Biel	Bern	2	6, 1944/45	
38	50	●	Dotzigen bei Büren	Bern	24	{ 4, 5, 1953/54; 35, 36a, 36b, 1954/55	
39	51	●	Erlach am Bielersee	Bern	4	1, 32, 34, 1954/55	
40	52	●	Ins, Seeland	Bern	6	—	
41	53	◎	Münchenbuchsee	Bern	5	—	
42	54	◎	Wohlen bei Bern	Bern	5	—	
43	55	●	Gümmenen, westlich Bern	Bern	3	—	
44	56	●	Bern	Bern	4	—	
45	57	◎	Gurten-Nord bei Bern	Bern	2	—	
46	58	●	Gurten-Süd	Bern	2	—	
47	59	●	Neuenegg	Bern	4	—	

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Kar- ten- Nr.		Fundplatz	Kanton	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
						Kultur- Nr.	Zucht- jahr
48	60	●	Fribourg	Freiburg	6	72, 1944/45	
49	63	●	Sangernboden an der kalten Sense	Bern	2	—	
50	64	?	La Roche, nördlich La Berra	Freiburg	1	—	
51	65	○	Schwarzseebad	Freiburg	2	—	
51a	65a	●	Oberwil im Simmenthal . . .	Bern	1	—	
52	67	●	Vuadens	Freiburg	4	—	
53	68	○	La Tour de Trême	Freiburg	4	—	
54	69	○	Broc	Freiburg	5	61, 1944/45	
55	71	?	Praz-Jean bei Charmey . . .	Freiburg	2	—	
56	72	○	Im Fang bei Jaun	Freiburg	5	4, 1946/47	
57	73	●	Jaun	Freiburg	4	—	
58	74	○	Gruyère, südlich Broc . . .	Freiburg	3	—	
59	75	●	Enney, südlich Broc	Freiburg	4	—	
60	76	○	Zweisimmen*	Bern	4	—	
61	77	○	Albeuve, Pays d'Enhaut . .	Freiburg	1	—	
62	78	○	Montbovon, Pays d'Enhaut .	Freiburg	5	65, 1944/45	
63	79	●	La Tine bei Rossinière, Pays d'Enhaut	Waadt	4	—	
64	80	●	Rossinière, Pays d'Enhaut .	Waadt	2	—	
65	83	○	Lenk, Simmental	Bern	2	—	
66	89	●	Pratteln	Basel	4	—	
67	90	○	Sissacherfluh bei Sissach .	Basel	1	—	
68	91	○	Böckterfluh bei Sissach . .	Basel	1	—	
69	92	○	Rote Fluh, östlich Gelter- kinden	Basel	2	49, 1944/45	
70	93	○	Tennikerfluh, südlich Sissach	Basel	1	—	
71	94	○	Hardfluh bei Diegten . . .	Basel	2	—	
72	95	○	Breitmis bei Erlinsbach . .	Aargau	1	—	
73	96	○	Bölchen, südlich Eptingen .	Basel	8	{ 11, 1941/42; 1, 2, 32, 33, 35, 1942/43	
74	97	○	Egerkingen	Solothurn	3		
75	98	●	Aarburg	Aargau	4	—	
76	100	●	Bützberg bei Langenthal . .	Bern	1	—	
77	101	●	Reiden, südlich Zofingen .	Luzern	2	—	
78	102	○	Madiswil	Bern	1	2, 1946/47	
79	103	●	Huttwil	Bern	1		
80	104	○	Willisau	Luzern	7	—	
81	105	●	Wynigen, nördlich Burgdorf	Bern	4	—	
82	106	○	Dürrenroth	Bern	3	—	
83	107	○	Burgdorf	Bern	8	71, 1944/45	
84	108	○	Krauchthal	Bern	4	—	
85	117	●	Oberdiessbach-Gummi . . .	Bern	3	1, 1948/49	
86	123	○	Gwatt bei Thun	Bern	4	—	
87	125	●	Hinterstocken am Stockhorn	Bern	3	—	
88	126	?	Klus am Stockhorn	Bern	1	—	
89	127	○	Spiez	Bern	6	47, 1944/45	
90	128	○	Ringgenberg am Brienzsee	Bern	3	43, 1944/45	
91	129	○	Erlenbach, Simmenthal . .	Bern	6	3, 28, 1946/47	
92	130	○	Hondrich b. Spiez	Bern	4	—	
93	132	○	Frutigen	Bern	4	—	
94	140	○	Felsenau bei Koblenz . .	Aargau	1	—	

* Lokalform mit überzähligem Y.

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Kar- ten- Nr.	Fundplatz	Kanton	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
					Kultur- Nr.	Zucht- jahr
95	142	● Villigen, nördlich Brugg	Aargau	5	1, 45, 57, 1943/44	
96	143	○ Rhifluh bei Siggenthal	Aargau	4	43, 1934/44	
97	144	● Hexenplatz, Bruggerberg	Aargau	5	—	
98	145	○ Alpenzeiger, Bruggerberg	Aargau	2	42, 1943/44	
99	147	● Hertenstein bei Baden	Aargau	3	—	
100	148	● Emmetbaden bei Baden	Aargau	3	—	
101	149	○ Niederwenigen, nordöstlich Baden	Zürich	4	11, 12, 13, 1942/43 56, 1943/44	
102	151	● Mülligen bei Windisch	Aargau	3	13, 1944/45	
103	152	○ Birmenstorf bei Windisch	Aargau	1	2, 1944/45	
104	153	● Baden	Aargau	1	—	
105	154	● Wettingen	Aargau	1	16, 1941/42; 6, 70, 71, 1942/43	
106	155	● Lägern, östlich Baden	Zürich	viele	—	
107	156	○ Lägern-Hochwacht	Zürich	viele	—	
108	157	○ Regensberg a. d. Lägern	Zürich	5	13 a, 1943/44	
109	158	● Wasserfluß bei Aarau	Aarau	1	60, 1943/44	
110	159	○ Homberg bei Biberstein	Aargau	3	13 b, 44, 1943/44	
111	160	? Gislifluh bei Wildegg	Aargau	1	2, 1943/44	
112	161	● Auenstein bei Wildegg	Aargau	2	58, 1943/44	
113	162	● Lenzburg	Aargau	4	—	
114	163	● Othmarsingen, südlich Brugg	Aargau	1	—	
115	164	● Niederrohrdorf bei Mellingen	Aargau	2	—	
116	165	● Altstetten bei Zürich	Zürich	1	—	
117	166	● Gränichen bei Aarau	Aargau	5	48, 1944/45	
118	167	● Widens, nördlich Bremgarten	Aargau	4	—	
119	169	● Schöftland im Suhrtal	Aargau	4	—	
120	170	● Birrwil am Hallwilersee	Aargau	1	1, 1946/47	
121	171	● Ionen im Reusstal	Aargau	1	—	
122	172	● Muri	Aargau	2	—	
123	173	● Merenschwand	Aargau	4	—	
124	174	○ Beromünster	Luzern	1	—	
125	175	● Auw am Lindenberge	Aargau	5	—	
126	176	● Wolhusen	Luzern	5	56, 1944/45	
127	178	● Weggis	Luzern	1	—	
128	180	● Lützelau bei Vitznau	Luzern	1	—	
129	188	○ Buochli, östlich Bürgenstock	Unterwalden	3	7, 1946/47	
130	197	● Brienz	Bern	3	—	
131	203	○ Hemmenthal*	Schaffhausen	5	40, 1944/45	
132	204	○ Siblingen	Schaffhausen	3	—	
133	205	○ Beringen	Schaffhausen	1	—	
134	207	● Stein am Rhein	Schaffhausen	3	55, 1944/45	
135	208	● Ossingen a. d. Thur	Zürich	1	—	
136	209	○ Ittingen bei Frauenfeld	Thurgau	1	—	
137	210	● Irchel	Zürich	8	77, 1944/45	
138	211	○ Kollbrunn, südlich Winterthur	Zürich	4	38, 1944/45	
139	214	● Uster	Zürich	2	—	
140	218	○ Erlenbach am Zürichsee	Zürich	3	—	
141	219	● Albispaß bei Langnau	Zürich	1	—	
142	220	● Zimmerberg bei Thalwil	Zürich	3	—	
143	224	○ Stäfa	Zürich	1	—	
144	225	● Baarburg bei Baar	Zug	3	—	
145	232	● Walchwil am Zugersee	Zug	1	—	

* Lokalform mit überzähligem Y.

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Kar- ten- Nr.		Fundplatz	Kanton	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
						Kultur- Nr.	Zucht- jahr
146	234	●	Aubrig, Wäggital	Schwyz	1	27 a, 1949/50	
147	235	●	Goldau	Schwyz	1	—	
148	239	●	Richisau, Klöntal	Glarus	1	14, 1947/48	
149	240	●	Pragelpaß	Schwyz	8	33, 1947/48	
150	241	●	Rotschuh bei Gersau	Schwyz	7	1, 1947/48	
151	242	●	Axenstraße, südlich Brunnen	Schwyz	1	—	
152	276	●	Weinfelden	Thurgau	3	—	
153	278	●	Kradolf im Thurtal	Thurgau	2	—	
154	279	●	Martinsbrücke bei St. Gallen	St. Gallen	4	—	
155	281	●	St. Gallen	St. Gallen	1	—	
156	283	●	Rehetobel, östlich St. Gallen	Appenzell	1	—	
157	284a	●	Wasserauen, südlich Appenzell	Appenzell	5	—	
158	286	●	Wildhaus	St. Gallen	2	{ 8 a, 36, 1945/46 33, 1946/47	
159	286a	●	Laui über Unterwasser	St. Gallen	4		
160	287	●	Ziegelbrücke	Glarus	13	1, 1945/46; 5, 6, 1946/47 2, 1952/53	
161	288	●	Amdem-Grappen	St. Gallen	3	—	
162	292	●	Weesen am Wallensee	St. Gallen	6	3, 1953/54	
163	293	●	Betlis, Wallensee	St. Gallen	3	—	
164	294	●	Quinten, Wallensee	St. Gallen	6	37, 1944/45	
165	295	●	Wallenstadt, Wallensee	St. Gallen	2	—	
166	296	●	Näfels	Glarus	6	5, 1947/48	
167	297	●	Mürtschental am Mürtschen- stock	Glarus	3	—	
168	299	●	Flums	St. Gallen	4	—	
169	304	●	Sargans	St. Gallen	1	—	
170	318	●	Alpe di Melano am Generoso	Tessin	5	23, 74, 1943/44 81—83, 1944/45	
171	326	●	Grub bei Heiden	Appenzell	1	—	
172	327	●	Au-Mondstein, Rheintal	St. Gallen	3	42, 1944/45	
173	328	●	St. Anton bei Trogen	Appenzell	3	—	
174	329	●	St. Anton-Haggen	Appenzell	4	—	
175	330	●	Oberriet, Rheintal	St. Gallen	2	—	

Ablage unbesamter Eier, ein anderer Teil legte sofort nach dem Schlüpfen parthenogenetisch und die Eier entwickelten sich normal.

Dieses Resultat kann nur verstanden werden unter der Annahme, daß das P-Weibchen der Kultur 74 diploid parthenogenetisch war, es sei denn, daß — etwa als seltene Ausnahme — die Besamung tetraploider Eier eine doppelte Reduktion auslöste. Wir haben zwar gar keine Tatsachen, die für eine solche Annahme sprechen würden; trotzdem muß sie geprüft werden.

Wir prüften die F_1 -Tiere durch Rückkreuzungen und benützten dazu die rein bisexuelle Lokalform von Thun (K_{122}). Sowohl die Kreuzung Thun $\text{♀} \times F_1 \text{♂}$ von Kultur 74 (= Kultur 81), wie die reziproke Kreuzung: $F_1 \text{♀}$ (welches die Ablage unbesamter Eier verweigerte) \times Thun ♂ (= Kultur 82) ergaben in F_2 die reinen Geschlechter ungefähr im normalen 1:1-Verhältnis. Also müssen die F_1 -Tiere diploid gewesen sein.

Entscheidend für unsere Frage ist endlich die Prüfung der „F₁“-Weibchen, welche parthenogenetisch waren. Soviel wie sicher gingen sie aus unbesamten Eiern hervor; falls das P-Weibchen der Kultur 74 tetraploid war, müssen auch sie tetraploid sein. Sie sind aber diploid. Ein Gelege eines solchen „F₁“-Weibchens zogen wir auf (— Kultur 83) und erhielten lauter parthenogenetische Weibchen, deren Gelege den diploiden Chromosomenbestand hatten.

Damit ist aber der sichere Beweis erbracht, daß auf der Alpe di Melano neben tetraploiden Linien auch diploid parthenogenetische vorhanden sind und zwar solche vom XO-Typus, worauf wir später zurückkommen werden.

Wie es sich erst nachträglich herausstellte, zeigt ein zweiter Fundplatz, der etwa 100 m oberhalb der Alpe di Melano liegt, das gleiche; die tetraploid und die diploid parthenogenetische *Triqueirella* sind nebeneinander und die diploide Form gehört dem XO-Typus an.

Die Verhältnisse auf der Südabdachung der Zentralalpen sind oder waren also, so dürfen wir wohl folgern, im Prinzip gleich wie diejenigen am Nordabhang; nur ist am Südhang die Umwandlung bisexuell→diploid tetraploid parth. heute fast ganz vollzogen und die Endstufe, die Tetraploidie, ist erreicht.

In den Ostalpen werden wir auf eine interessante Variante stoßen (s. S. 292), welche unsere Schlußfolgerung bestätigt.

Es gibt, wie bereits erwähnt, Fundplätze, welche neben der diploid parthenogenetischen Form noch die bisexuelle *Triquetrella* haben (vgl. Tabelle 3, L₂₀, 37, 46, 85, 106, 147, 160, 166). Hier handelt es sich zweifellos um Lokalformen, welche im Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung begriffen sind. Dieselben Vorgänge, welche sich während des Rückzuges der Würmgletscher abspielten, laufen also auch heute noch ab. Man wird auf gleiche Ursachen schließen. Welche mögen es sein? Darüber soll am Schluß der Arbeit im Zusammenhang mit den übrigen Fragen der Umwandlung gesprochen werden. Eine Denkmöglichkeit soll aber hier schon vorweggenommen werden. Die primären Ursachen der Umwandlung können kaum in ökologischen Verhältnissen gesucht werden; so sind die rezenten Lebensbedingungen auf dem Chasseron (L₂₀, K₂₆), was Klima, geologischer Untergrund usw. anlangt, denkbar verschieden von denjenigen von Biel oder Oberdiessbach (L₃₇, K₄₉; L₈₅, K₁₁₇) oder Ziegelbrücke und Näfels (L₁₆₀, K₂₈₇; L₁₆₆, K₂₉₆).

Wenn wir vom Fundplatz Rovio (vgl. Kapitel a, S. 271 und K₂₆₆, L₉₂ der Tabelle 5) absehen, kennen wir keinen Fundplatz, an welchem neben der bisexuellen Form noch die tetraploid parthenogenetische vorhanden wäre; wohl aber gibt es zahlreiche Fundplätze mit der diploid und der tetraploid parthenogenetischen *Triquetrella* (vgl. Tabelle 3 und die Tafel IV: L₁₄, K₁₅; L₁₅, K₁₆; L₂₁, K₂₇; L₃₃, K₄₃; L₆₄, K₈₀; L₆₅, K₈₃; L₈₇, K₁₂₅; L₉₁, K₁₂₉; L₁₂₄, K₁₇₄; L₁₂₈, K₁₈₀; L₁₂₉, K₁₈₈; L₁₅₁, K₂₄₂; L₁₇₀, K₃₁₈; L₁₇₅, K₃₃₀). Das sind zweifellos Fundplätze, an welchen heute noch der Übergang von der diploid zur tetraploid parthenogenetischen Form sich vollzieht.

*Diese Tatsachen zeigen erneut, daß aus der bisexuellen *Triquetrella* die diploid parthenogenetische hervorgeht und erst aus dieser die tetraploide Form. Zwar ist es an sich durchaus denkbar, daß die tetraploide Form direkt aus der bisexuellen hervorgehen könnte. Sichere Tatsachen, welche für eine solche Genese sprechen würden, besitzen wir für schweizerische Lokalformen von *Triquetrella* aber nicht.*

β) *Verbreitung des XY- und XO-Typus.* Wir schilderten einleitend die merkwürdige Zytologie der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* (vgl. S. 262) und erwähnten, daß Geschlechtschromosomen vorhanden sind und zwar kann der XY- oder der XO-Typus vorliegen. In unserem Fall ist der XY-Mechanismus zweifellos der ursprüngliche Typus; aus ihm geht nachweislich der XO-Typus dadurch hervor, daß das offenbar leere Y-Chromosom über Bord geworfen wird (SEILER 1959, 1960). Ob nun der genetischen Sukzession XY → XO bei unserem Objekt auch eine räumliche Sukzession entspricht, etwa derart, daß gegen das Verbreitungsgebiet der tetraploiden Form zu der XO-Typus vorherrscht oder gar da oder dort allein vorhanden ist? Dann müßten sich vielleicht Aussagen über die Chromosomenzahl der tetraploiden Form machen lassen.

Diese Fragen und Vermutungen faszinierten uns so sehr, daß wir die mühevolle und zeitraubende Aufgabe übernahmen, nach Möglichkeit für alle diploid parthenogenetischen Lokalformen den Geschlechtschromosomen-Typus zu ermitteln. Das Resultat der Untersuchung stellen wir in der Kartenskizze der Tafel II zusammen, in welcher wir durch verschiedene Zeichensymbole Lokalformen mit XY von solchen mit XO auseinanderhalten.

Wie die Tafel II zeigt, sind die Befunde jedenfalls nicht so, daß die Umwandlung XY → XO ohne weiteres auch in der geographischen Verbreitung beider Geschlechtschromosomen-Typen zum Ausdruck käme. Trotzdem ergeben sich einige wesentliche Befunde: entlang der Juralinie herrscht der ursprüngliche XY-Typus vor (Tafel II); gegen das Verbreitungsgebiet der tetraploiden *Triquetrella* (vgl. Tafel IV) haben wir in der Westschweiz relativ häufig ebenfalls diploide Lokalformen mit dem XY-Typus, seltener solche mit XO (Tafel II); gegen das Verbreitungsgebiet der tetraploiden Form in der Zentral- und Ostschweiz (vgl. farbige Karte) sind fast ausnahmslos diploid parthenogenetische Lokalformen mit dem XO-Typus vorhanden (Tafel II). Auch die diploide Form von Alpe di Melano (K₃₁₈) hat den XO-Typus (Tabelle 4, No 42).

Nun kennen wir zwar die zytologischen Einzelheiten der Entstehung der Tetraploidie aus der Diploidie noch nicht; im Prinzip wird es sich aber einfach um eine Verdoppelung des diploiden Satzes handeln. Ist das so, dann dürfte es vielleicht möglich sein, über die Chromosomenzahl, mit welcher die tetraploid parthenogenetische Form startet, Voraussagen zu machen: in der Zentral- und Ostschweiz, also in den Kantonen Luzern, Unterwalden, Uri, Schwyz, Glarus, Graubünden (im Stromgebiet des Rheines), dürfte die Ausgangs-Chromosomenzahl zweimal 61 betragen, während in den alpinen Gebieten der Westschweiz (Freiburg, Waadt, Genf, Wallis, einschließlich des Berner Oberlandes) neben zweimal 62 auch zweimal 61 als „Startzahlen“ zu erwarten sein werden. Nicht tangiert bleibt natürlich die Frage, ob und auf welche Weise und in welchem Tempo der Geschlechtschromosomen-Mechanismus dann innerhalb der tetraploiden Linien späterhin Abänderungen erfährt.

Darüber, ob unsere Voraussagen zutreffen, oder ob sie nicht zutreffen und die Dinge anders liegen, werden wir in der IV. Mitteilung dieser Untersuchungsserie über die Entstehung der Parthenogenese berichten. —

Es wird nicht verblüffen, daß wir auch in bezug auf die Geschlechtschromosomen-Typen feststellen müssen, daß es Fundplätze gibt, an welchen nebeneinander

XY-Linien und XO-Linien existieren (vgl. L₃₄, K₄₄; L₅₈, K₇₄; L₆₀, K₇₆; L₈₀, K₁₀₄; L₉₇, K₁₄₄; L₁₀₆, K₁₅₅ und L₁₃₇, K₂₁₀; Tabelle 3 und Tafel II).

Man wird sich fragen, warum die Umwandlung des XY-Typus in den XO-Typus in der Ostschweiz weitergediehen ist, als in der Westschweiz. Vielleicht stoßen wir da zum zweitenmal auf eine Erscheinung, der wir in anderer Form bei der bisexuellen *Triquetrella* schon begegnet sind. Da stellten wir fest, daß entlang des Jurahöhenzuges von Südwest nach Nordost in bezug auf die Umwandlung der bisexuellen *Triquetrella* in die diploid parthenogenetische Form ein Gefälle besteht (vgl. Tafel I u. IV); im Osten ist die Umwandlung so viel wie vollzogen, im Westen hinkt sie nach. Da wir später nochmals zu einer analogen Feststellung kommen werden, wollen wir dann versuchen, uns über diesen Parallelismus Gedanken zu machen.

γ) *Das primäre Sexualverhältnis.* Wir prüften für die bisexuelle *Triquetrella* das primäre Sexualverhältnis. Dieses läßt sich, wie gezeigt, mit absoluter Sicherheit an frisch geschlüpften Räupchen feststellen. Es beträgt annähernd 1:1, mit einem leichten, statistisch gesicherten Männchenüberschuß ($\text{♂} : \text{♀} = 47,7\% \text{ zu } 52,3\% ; n = 2726$). Daraus ergibt sich also, daß der Geschlechtschromosomen-Mechanismus wenigstens annähernd zufallsmäßig abläuft. Da nun die diploid parthenogenetische *Triquetrella* denselben Geschlechtschromosomen-Mechanismus hat, wie die bisexuelle Form, wird die Frage interessieren, ob er auch noch ebenso funktioniert, d. h. ob das „primäre Sexualverhältnis“ auch hier annähernd 1:1 beträgt.

In der II. Mitteilung (vgl. SEILER 1960, S. 47, Tabelle 4) haben wir zwar diese Frage schon aufgegriffen, hatten aber zu ihrer Beantwortung noch kein ausreichendes Zahlenmaterial. Heute verfügen wir über ein solches und stellen deshalb die neuen Befunde, zusammen mit den früheren, in Tabelle 4 dar.

Wir zählen die Chromosomen in den Tochterplatten der ersten Reifeteilung, die Reduktionsteilung ist, aus und stellen fest, wie häufig das X nach außen, also in den Richtungskörper gelangt, wie häufig es nach innen geht. Lokalformen mit dem XY-Typus können wir für diese Zwecke nicht benutzen, weil der Größenunterschied zwischen X und Y zu gering ist. Dagegen eignen sich Lokalformen mit dem XO-Typus gut. Geht das X nach außen, so hat die äußere Tochterplatte 31 Chromosomen, die innere nur 30 und umgekehrt, wenn das X nach innen geht (vgl. z. B. SEILER 1960, Abb. 1a, S. 45). Gesehieht das letztere, so müßte aus einem solchen Ei ein Männchen entstehen, im umgekehrten Fall ein Weibchen (vgl. l. c. S. 54, Abb. 6). Wir sind also in der Lage, das Verhältnis der Eier mit X zu dem ohne X, also sozusagen das primäre Sexualverhältnis, bestimmen zu können, wenn wir hier diesen Terminus gebrauchen dürfen; wir wissen aber, daß die Entwicklung bei der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* nicht vom Eikern, sondern vom Richtungskopulationskern ausgeht und die Form thelytok ist, weil der R.K.K. immer die XO-Konstitution hat.

Da nun denkbar wäre, daß der Ablauf des Geschlechtschromosomen-Mechanismus bei verschiedenen Lokalformen verschieden sein könnte, müßten wir das primäre Sexualverhältnis für alle Lokalformen bestimmen. Das ist aber, so wie die Dinge bei Schmetterlingen liegen, aus zeitlichen Gründen kaum möglich; denn nur solche Tochterplattenpaare der ersten Reifeteilung eignen sich zum Auszählen, die mehr oder minder in der optischen Ebene liegen und auch sonst einwandfrei sind, und es ist im großen und ganzen eine Zufallssache, ob man

solche Plattenpaare bekommt oder nicht (vgl. das technische Kapitel in der Mitteilung II, 1960). Im Laufe der Jahre ist es uns immerhin gegückt, für etwas über 40 verschiedene Lokalformen ein brauchbares Zahlenmaterial zu bekommen (Tabelle 4). In der Zusammenstellung der Tabelle 4 berücksichtigen wir übrigens nur solche Lokalformen, bei welchen uns je mindestens zehn brauchbare Plattenpaare zur Verfügung standen.

Wenn wir von allen Einzelheiten absehen, so springt als Hauptresultat die Tatsache in die Augen, daß das primäre Sexualverhältnis auch bei der diploid parthenogenetischen Form annähernd 1:1 ist und daß auch hier, wie bei der bisexuellen Form, ein leichter Überschuß an Männchen besteht; er beträgt für die schweizerischen Lokalformen der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* 1:1,17; für die bisexuelle Form betrug er 1:1,095. Die Abweichung vom 1:1-Verhältnis ist, wie die χ^2 -Probe ergibt, auch für die diploid parthenogenetische Form statistisch gesichert; dagegen ist der Unterschied zwischen dem 1:1,17- und dem 1:1,095-Verhältnis nicht signifikant.

Wir schließen aus diesen Befunden, daß beim Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung am Ablauf des Geschlechtschromosomen-Mechanismus ebenso wenig etwas geändert wurde, wie am Konjugations- und Reifeteilungsmechanismus der übrigen Chromosomen.

Prüft man ferner die Einzelresultate der Tabelle 4, so erhält man den Eindruck, daß das ganze Material homogen sein dürfte und kaum Anhaltspunkte dafür

Tabelle 4. Verhalten des X in der Reduktionsteilung der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* vom XO-Typus

Lau-fende Nr.	Kar-tten-Nr.	Lokalformen	Das X wandert nach	
			außen = ♀	innen = ♂
1. Schweizerische Lokalformen				
1—16	—	Zusammenfassung der Tabelle 4, 1960. . . .	309	377
17	14	Vich, Waadt	7	8
18	16	Nyon, Waadt	7	9
19	26	Chasseron, Waadt	6	8
20	39	Montreux, Waadt	6	7
21	44	Aigle, Wallis	16	20
22	49	Biel, Bern	24	24
23	80	Rossinière, Waadt	7	8
24	100	Bützberg, Bern	11	5
25	117	Oberdiessbach, Bern	8	10
26	142	Villigen, Aargau	7	10
27	144	Hexenplatz, Aargau	8	10
28	171	Ionen, Aargau	9	10
29	172	Muri, Aargau	24	19
30	173	Merenschwand, Aargau	25	27
31	175	Auw, Aargau	32	31
32	176	Wolhusen, Luzern	12	14
33	225	Baarburg, Zug	19	17
34	239	Richisau, Glarus	4	6
35	242	Axenstraße, Schwyz	6	9
36	278	Kradolf, Thurgau	23	21
37	279	Martinsbrücke, St. Gallen	19	22
38	284a	Wasserauen, Appenzell	37	42
39	286	Wildhaus, St. Gallen	21	26
40	286a	Laui, über Unterwasser, St. Gallen	20	35
41	297	Mürtschental, Glarus	10	12
42	318	Alpe di Melano, Tessin	16	24
		Σ	693	811
		Verhältnis 1:1,17. %	46,1	53,9
2. Österreichische Lokalformen				
1		Reiting, Steiermark	10	26
2		Laasdorf, Kärnten	13	6
3		Paternion, Kärnten	8	8
		Σ	31	40
		Verhältnis 1:1,29. %	43,66	56,34

vorliegen, daß das primäre Sexualverhältnis verschiedener Lokalformen verschieden sein könnte.

Wir kennen, vorgreifend gesagt, noch drei österreichische diploid parthenogenetische Lokalformen (Tabelle 4); sie gehören alle dem XO-Typus an. Obwohl unser Zahlenmaterial hier klein ist, ist doch kaum daran zu zweifeln, daß das Verhältnis der Eier ohne X zu dem mit X annähernd 1:1 ist und daß auch hier ein leichter Männchenüberschuß besteht (1:1,29). Und damit stimmt wiederum das primäre Sexualverhältnis, ermittelt an frisch geschlüpften Räupchen der uns bekannten bisexuellen österreichischen Lokalformen, fast genau überein (vgl. Tabelle 2, S. 274, Nr. 8—34); es beträgt 1:1,12.

Also wurde auch hier beim Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung am Chromosomen-Mechanismus nichts geändert. Das dürfte für unser Objekt vermutlich allgemein gelten.

e) Die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella*. *α.) Verbreitung.* Die farbige Karte am Schluß der Arbeit (Tafel IV) zeigt die Verbreitung der tetraploiden Form in der Schweiz und die Tabelle 5 gibt das Fundortsverzeichnis. Wiederum orientiert die letzte Kolonne der Tabelle über die durchgeföhrten Aufzuchten und über die Kreuzungen mit Männchen der bisexuellen Form; bei den Kultur-Nummern 1—25 handelt es sich fast ausschließlich um Aufzuchten von parthenogenetischen Gelegen; die höheren Kultur-Nummern sind Kreuzungen. Ergaben diese Intersexen, so ist sicher, daß das P-Weibchen tetraploid war. Mit Ausnahme von drei Gruppen von Lokalformen beruhen aber alle Angaben der Karte auf direkten Chromosomenzählungen.

Weder direkt noch indirekt konnte nämlich die Chromosomenzahl bestimmt werden für eine Reihe von Fundplätzen der rechten und linken Talseite des Fieschertales (L_{61a} , K_{202a} ; L_{62b} , K_{202b}), ferner für Saas-Grund und Saas-Fee (L_{34} , K_{138a} ; L_{35} , K_{138b}) und für Morteratsch (L_{150a} , K_{344a}); hier kamen wir einige Tage zu spät zum Einsammeln und hatten nicht mehr die Möglichkeit, Freiland-gelege aufzuziehen. Daß es sich aber um tetraploide Lokalformen handelt, wird niemand bezweifeln. Wie die Karte zeigt, haben die Alpen ausschließlich die tetraploide *Triquetrella*.

Daß der genetischen Sukzession diploid→tetraploid auch eine räumliche, geographische Sukzession entspricht, springt hier besonders deutlich in die Augen.

Die tetraploide Form findet man aber auch da oder dort im schweizerischen Mittelland, in der Westschweiz nur vereinzelt, relativ häufig in der Ostschweiz. Da ist, wie wir annehmen möchten, der Übergang zur Tetraploidie weitgehend vollzogen. Zum drittenmal stoßen wir damit auf die Vorstellung, daß der Umwandlungsprozeß im Nordosten weiter gediehen ist, als im Westen. Im allgemeinen Teil der Arbeit werden wir versuchen, diese Tatsachen und Vorstellungen zu interpretieren. Außerdem werden wir auch andere Deutungsmöglichkeiten des Tatsachenmaterials zu prüfen haben.

Auf der Südabdachung der Zentralalpen ist der Übergang diploid→tetraploid, wie gesagt, heute fast ganz vollzogen. Die wenigen oberitalienischen Fundplätze (K_{320} — 325), von welchen wir Material haben, sind ebenfalls tetraploid. Vermutlich ist die ganze Poebene tetraploid und erst im Apennin ist die diploid parthenogenetische und eventuell noch die bisexuelle Form zu erwarten.

Tabelle 5. *Die tetraploid parthenogenetische Triquetrella. Fundplatzverzeichnis*

○ tetraploid; ♂ tetraploid und diploid mit XY; ♀ tetraploid und diploid mit XO;
 ● tetraploid und bisexuell; ♂ alle drei Formen.

Lfd. Nr.	Kar- ten- Nr.		Fundplatz	Kanton	Un- gefähr- Höhen- lage des Fund- platzes m	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüf- ten ♀	Aufzuchten	
							Kultur- Nr.	Zucht- jahr
1	15	●	Bursins bei Rolle . . .	Waadt	475	1		—
2	16	●	Nyon	Waadt	410	1		—
3	17	○	Mies bei Versoix . . .	Waadt	425	2		—
4	18	○	Versoix	Genf	420	2	46,	1944/45
5	19	○	Chambésy bei Genf . .	Genf	377	2		—
6	22	○	Veyrier, südlich Genf .	Genf	428	4		—
7	26	●	Chasseron	Waadt	1600	4	24,	1944/45
8	27	●	Payerne	Waadt	454	2		—
9	36	○	Puidoux, Lavaux . . .	Waadt	670	1		—
10	38	○	Vevey	Waadt	389	1		—
11	43	●	Villeneuve	Waadt	377	2		—
12	45	○	Porrentruy, Ajoie . . .	Bern	426	4		—
13	63	?	Sangernboden* an der kalten Sense	Bern	950	1		—
14	66	○	Vaulruz, westlich Bulle	Freiburg	817	4	67,	1944/45
15	80	●	Rossinière, Pays d'Enhaut	Waadt	890	1		—
16	81	○	Le Vanel bei Rougemont, Pays d'Enhaut	Waadt	1007	2	68,	1944/45
17	82	○	Saanen	Bern	1014	2		—
18	83	●	Lenk, Simmental . . .	Bern	1070	2		—
19	84	○	Gryon, nördlich St. Maurice	Waadt	1131	3	59,	1944/45
20	85	○	St. Maurice	Wallis	420	5	41,	1944/45
21	86	○	Sion	Wallis	521	1		—
22	87	○	Saxon	Wallis	539	2		—
23	88	○	Martigny	Wallis	477	6	73,	1944/45
								43, 1945/46
24	125	●	Hinterstocken am Stockhorn	Bern	1800	1		—
25	126	?	Klusi am Stockhorn . .	Bern	1500	2		—
26	129	●	Erlenbach, Simmental	Bern	681	1	28,	1946/47
27	131	○	Zweilütschinen	Bern	655	1	11,	1947/48
28	133	○	Adelboden, Engstligen- tal	Bern	1356	3	36,	1947/48
29	134	○	Kandersteg	Bern	1160	1	10,	1947/48
30	135	○	Goppenstein	Wallis	1194	3	15,	1947/48
31	136	○	Sierre	Wallis	540	4		—
32	137	○	Zenegggen über Visp .	Wallis	1451	1		—
33	138	○	Grächen, Nikolaital . .	Wallis	1616	1	8b,	1945/46
34	138a	?	Saasgrund	Wallis	1562			—
35	138b	?	Saas-Fee	Wallis	1860			—
36	139	○	Zermatt	Wallis	1620	2	16,	32, 1947/48
37	141	○	Leuggern, südlich Koblenz	Aargau	343	1		—
38	150	○	Schöfflisdorf bei Diels- dorf.	Zürich	461	5	22,	1938/39
							6,	7, 1939/40
							16,	1940/41
							31,	1953/54
39	168	○	Uetliberg bei Zürich . .	Zürich	873	1		—
40	174	●	Beromünster	Luzern	650	3		—

* Unsicher ob tetraploid.

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Kar- ten- Nr.		Fundplatz	Kanton	Un- gefahre Höhen- lage des Fund- platzes m	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüf- ten ♀	Aufzuchten	
							Kultur- Nr.	Zucht- jahr
41	177	○	Malters, westlich Luzern	Luzern	509	4		—
42	180	①	Lützelau bei Gersau .	Luzern	450	2		—
43	185	○	Hergiswil, östlich Pi- latus	Unterwalden	450	3	23, 1945/46	
44	187	○	Ennetbürgen am Bür- genstock	Unterwalden	439	5		—
45	188	①	Buochli am Bürgen- stock	Unterwalden	527	6	8, 9, 10, 1946/47	
46	191	○	Acheri bei Kerns . .	Unterwalden	600	4		—
47	192	○	Kernmatt bei Kerns .	Unterwalden	465	4		—
48	193	○	Ramersberg bei Sarnen	Unterwalden	680	2	3, 1945/46 12, 1946/47 50, 51, 1946/47	
49	196	○	Brünig	Bern	1011	1		—
50	198	○	Brienzwiler	Bern	709	1		—
51	199	○	Hohfluh über Meirin- gen	Bern	1100	5	34, 1945/46	
52	200	○	Grindelwald-Dorf . .	Bern	1057	4		—
53	200 a	○	Unterhäusern bei Grindelwald . .	Bern	1200	3		—
54	200 b	○	Ht. Wetterhorn, Oberer Grindelwald- Gletscher	Bern	1220	2		—
55	201	○	Obergestelen	Wallis	1367	3		—
56	201 a	○	Oberwald	Wallis	1370	1		—
57	201 b	○	Oberwald-Gletsch. . .	Wallis	1490	1		—
58	201 c	○	Gletsch I	Wallis	1771	3		—
59	201 d	○	Gletsch II	Wallis	1775	1		—
60	201 e	○	Gletsch-Untersaas . .	Wallis	2060	1		—
61	202	○	Fiesch, Goms	Wallis	1060	2		—
61 a	202 a	?	Fieschertal-Fiescher- gletscher links . .	Wallis	1240	—		—
62	206	○	Schaffhausen-Heeren- berg	Schaffhausen	440	4		—
62 b	202 b	?	Fieschertal-Fiescher- gletscher rechts . .	Wallis	1330	—		—
63	212	○	Dussnang bei Sirmach	Thurgau	595	3		—
64	213	○	Greifensee	Zürich	440	1		—
65	215	○	Aatal bei Uster . . .	Zürich	470	3		—
66	221	○	Herrliberg am Zürich- see	Zürich	409	2		—
67	223	○	Wädenswil am Zürich- see	Zürich	500	3		—
68	226	○	Oberwil am Zugersee .	Zug	417	7	24, 1947/48	
69	242	①	Axenstraße, südlich Brunnen	Schwyz	460	4	44, 1944/45	
70	244	○	Klausenstraße bei Linthal	Glarus	700	5	7, 33, 1945/46	
71	245	○	Amsteg, Reußtal . . .	Uri	540	1	6, 1945/46	
72	246	○	Wassen, Reußtal . . .	Uri	928	1	8, 1945/46	
73	247	○	Disentis, Vorder- rheintal	Graubünden	1147	2	27, 1945/46	
74	248	○	Göschenen, Reußtal. .	Uri	1107	3	35, 1945/46	
75	249	○	Andermatt, Urserental	Uri	1440	2	19, 1945/46	
76	250	○	Valle bei Airolo . . .	Tessin	1200	2	75, 1943/44	

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Kar- ten- Nr.		Fundplatz	Kanton	Un- gefährer Höhen- lage des Fund- pla- zes m	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüf- ten ♀	Aufzuchten	
							Kultur- Nr.	Zucht- jahr
77	251	○	Brugniasco, östlich Airolo	Tessin	1411	2		—
78	252	○	Val Piora	Tessin	1840	1	5a, 1949/50	
79	253	○	Altanca, östlich Airolo	Tessin	1380	2	24, 1943/44	
80	254	○	Olivone, Val Blenio . .	Tessin	900	2	12, 1947/48	
							15, 16, 1848/49	
81	255	○	Aquarossa, Val Calanca	Tessin	530	2		—
82	256	○○	Fusio, Val Lavizzaria	Tessin	1280	1		—
83	257	○	Prato-Broglio, Val Lavizzaria . . .	Tessin	750	2		—
84	258	○	Biasca	Tessin	305	4		—
85	259	○○	Intragna, Val Centovalli	Tessin	370	4		—
86	260	○	San Nazzaro bei Maga- dino	Tessin	211	3	18, 1943/44 15, 1944/45 21, 22, 1945/46	
87	261	○	Rivera bei Bironico . .	Tessin	500	2		—
88	262	○○	Vira bei Taverne . . .	Tessin	500	1		—
89	263	○○	Taverne	Tessin	405	2		—
90	264	○○	Tesserete	Tessin	520	1		—
91	265	○○	Monte Bré bei Lugano	Tessin	900	1	1a, 1951/52	
92	266	●	Rovio am Generoso . .	Tessin	508	2	19, 20, 21, 22, 1943/44	
93	267	○	Riva San Vitale, Luganersee	Tessin	300	1		—
94	268	○○	Meride, Luganersee . .	Tessin	582	3		—
95	269	○○	Ligornetto, westlich Mendrisio	Tessin	362	2	66, 1944/45	
96	270	○○	Somazzo bei Mendrisio	Tessin	580	2		—
97	271	○○	Salorino bei Mendrisio	Tessin	480	3		—
98	272	○○	Stabio	Tessin	345	4	60, 1944/45 42, 1945/46	
99	273	○○	Brusata bei Stabio . .	Tessin	390	2		—
100	274	○○	Novazzano, westlich Chiasso	Tessin	346	1		—
101	275	○○	Hugelshofen, nördlich Weinfelden	Thurgau	510	4		—
102	277	○○	Gutberthausen bei Sulgen	Thurgau	490	2		—
103	278a	○○	Uzwil	St. Gallen	567	2		—
104	278b	○○	Loretto, Toggenburg .	St. Gallen	615	2		—
105	278c	○○	Ebnat-Kappel, Toggen- burg	St. Gallen	635	4		—
106	278d	○○	Rietbad-Säge, Toggen- burg	St. Gallen	940	5		—
107	280	○○	Abtwil bei St. Gallen	St. Gallen	658	5	63, 1944/45 44, 1945/46	
108	284	○○	Ruhsitz am Kamor . .	Appenzell	1380	1	79, 1944/45	
109	285	○○	Kamor, Alp Stofel . .	St. Gallen	1300	1	—	
110	298	○○	Netstal, Lintthal . . .	Glarus	480	1	8, 1947/48	
111	300	○○	Weite-Wartau, Rheintal	St. Gallen	469	4	—	
112	301	○○	Gonzen, Hinterspina . .	St. Gallen	1255	1	4, 1945/46	
113	302	○○	Gonzen in der Laui . .	St. Gallen	750	1		
114	303	○○	Mels	St. Gallen	624	2		
115	305	○○	Engi, Sernftal	Glarus	770	4		

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Kart- ten- Nr.	Fundplatz	Kanton	Un- gefähr- Höhen- lage des Fund- platzes m	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüf- ten ♀	Aufzuchten	
						Kultur- Nr.	Zucht- jahr
116	306	Alp Galans bei Weißtannen	St. Gallen	1400	1		
117	307	Ringgenberg bei Weißtannen	St. Gallen	1150	1		
118	308	Klosttersalp bei Weißtannen	St. Gallen	1100	4	11, 1946/47	
119	309	Calanda bei Chur	Graubünden	600	2	18, 1941/42	
120	310	Flims	Graubünden	1080	1	73, 1942/43	
121	311	Rothenbrunnen, Hinterrheintal	Graubünden	625	7	13, 1947/48	
122	312	Vals, St. Peterstal	Graubünden	1256	4	18, 19, 1940/41	
123	313	Splügen, Hinterrheintal	Graubünden	1460	2	35, 1947/48	
124	314	Lostallo, Misox	Graubünden	426	1	20, 21, 66, 68,	
125	315	Bellinzona	Tessin	235	1	69, 1941/42	
126	316	Generoso	Tessin	1700	4	30, 1945/46	
127	317	Alpe di Sella am Generoso	Tessin	1200	6	1, 2, 1950/51	
128	318	Alpe di Melano am Generoso	Tessin	919	5	51, 1944/45	
129	319	Bellavista, Generoso	Tessin	1223	1	45, 1945/46	
130	320	Monte Olimpino bei Como	Oberitalien	240	2	23, 74, 1943/44	
131	321	Bulgarograsso bei Como	Oberitalien	326	3	81—83, 1944/45	
132	322	Cassina Rizzardi bei Como	Oberitalien	320	1	20, 1948/49	
133	323	Fino bei Como	Oberitalien	330	1		
134	324	Cucciago bei Como	Oberitalien	345	2		
135	325	Mariano bei Como	Oberitalien	249	1		
136	330	Oberriet, Rheintal	St. Gallen	421	2		
137	331	Maienfeld	Graubünden	520	4		
138	332	Ragaz	St. Gallen	520	5		
139	333	Küblis, Prättigau	Graubünden	820	2	28, 1947/48	
140	334	Haldenstein bei Chur	Graubünden	570	4		
141	335	St. Luzzi bei Chur	Graubünden	1000	1	—	
142	336	Maladers bei Chur	Graubünden	1002	1	17, 1941/42	
143	337	Laret, nördlich Davos	Graubünden	1530	3	—	
144	338	Seehorn bei Davos	Graubünden	1800	2	23a, 1940/41	
145	339	Davos	Graubünden	1570	1	22, 1941/42	
146	340	Lenzerheide	Graubünden	1480	1	74, 1942/43	
147	341	Alvaschein bei Tiefenkastel	Graubünden	880	1	68a, 1942/43	
148	342	Filisur	Graubünden	1037	2	22, 1940/41	
149	343	Samaden	Graubünden	1727	3	—	
150	344	Pontresina	Graubünden	1803	2	17a, 1946/47	
150a	344a	Morteratsch	Graubünden	1900	—	—	
151	345	Bivio, Oberhalbstein	Graubünden	1776	6	34, 1947/48	
152	346	Sils-Basegia, Ober-Engadin	Graubünden	1800	4	16, 1946/47	

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Kar- ten- Nr.		Fundplatz	Kanton	Un- gefahre Höhen- lage des Fund- platzes m	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüf- ten ♀	Aufzuchten	
							Kultur- Nr.	Zucht- jahr
153	347	○	Casaccia, Bergell . . .	Graubünden	1460	5	17, 1946/47	—
154	348	○	Rotticcio, Bergell . . .	Graubünden	1273	1	—	—
155	349	○	Fetan, Unter-Engadin .	Graubünden	1636	4	15, 1946/47	—
156	350	○	Schuls, Unter-Engadin .	Graubünden	1244	1	13, 1946/47	—
157	351	○	Alp Grüm, Berninapaß .	Graubünden	2095	1	—	—
158	352	○	Poschiavo, Puschlav .	Graubünden	1011	1	14, 1946/47	—
159	353	○	Piazzo, Puschlav . . .	Graubünden	790	1	—	—
160	354	○	Brusio, Puschlav . . .	Graubünden	780	1	—	—
161	355	○	Lughina bei Campogno . . .	Graubünden	1470	1	—	—
162	356	○	Campocologno, Puschlav	Graubünden	550	3	9, 1942/43 71, 1943/44	—

Die Frage, warum die Parthenogenese nicht bei der Diploidie stehen blieb, sondern zur Tetraploidie weiterschritt, soll zurückgestellt werden. Auch die Frage, ob Außenfaktoren beim Übergang eine Rolle spielten, soll später behandelt werden. Hier machen wir nur, um uns ein vorläufiges Urteil bilden zu können, auf einige Tatsachen aufmerksam. An den Fundplätzen mit der diploiden und der tetraploiden Form muß der Übergang sozusagen vor unseren Augen sich vollziehen. Es gibt im Mittelland solche Fundplätze ($K_{15, 16, 27, 174}$), es gibt im Voralpengebiet solche Fundplätze (vgl. die farbige Karte) und desgleichen auch auf den Jurahöhen (K_{26}). Unter den denkbar verschiedensten Außenbedingungen läuft also die Umwandlung ab.

Oder werfen wir einen Blick auf die Höhenlagen der Fundplätze mit der tetraploiden *Triquetrella* (vgl. Tabelle 5), so stellen wir fest, daß sie auf allen Höhenstufen von etwa 300 m bis etwa 2100 m vorkommt, was allerdings nicht heißt, daß sie hier auch entstanden ist.

Zu all dem kommt nun noch, das sei voreilfend gesagt, daß die tetraploide *Triquetrella* in ganz Mitteleuropa bestimmt vorherrschend ist und hier in den mannigfaltigsten Biotopen angetroffen wird und daß ganz Nordeuropa fast sicher nur die tetraploide Form besitzt.

Man sieht also, daß mit Milieufaktoren als primärer Ursache der Umwandlung der diploiden in die tetraploide Form kaum etwas anzufangen sein wird.

Aus der Tatsache, daß es auch im Mittelland gemischte Fundplätze gibt und aus unserer Annahme, daß im östlichen Mittelland die Umwandlung bereits weitgehend vollzogen ist, möchten wir weiter folgern, daß die Tage der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* auch auf der Nordabdachung der Alpen gezählt sind.

β) *Aufzuchtergebnis und Bemerkungen über die Zytologie.* Wir haben im Laufe der Jahre von rund 50 verschiedenen schweizerischen Lokalformen der tetraploiden *Triquetrella* parthenogenetische Gelege, die unter Kontrolle entstanden sind, aufgezogen (vgl. Tabelle 5, letzte Kolonne). Die Resultate brauchen im einzelnen nicht dargestellt zu werden, denn das Ergebnis kann in einem Satz zusammengefaßt werden: *Die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella* ist rein thelytok.*

Tabelle 6. *Triquetrella* in den Ostalpen

○ tetraploid; ● diploid (XO-Typus); ● bisexual

Lfd. Nr.	Karten- Nr.		Fundplätze	Material gesammelt von	Aufzuchten oder Kreuzungen * Kultur-Nr. und Zuchtjahr
1	1	○	München-Nymphenburg	SEILER	—
2	2	○	München-Bogenhausen	SEILER	1, 1935/36—1941/42; 83*, 84*, 1941/42
3	3	○	Manching, südöstlich Ingolstadt	SEILER	—
4	4	○	Hög, südlich Manching	SEILER	—
5	5	○	Ebersbergerforst, östlich München	SEILER	—
6	6	○	Forstenriederpark, Isartal, Ober- bayern	SEILER	—
7	7	○	Wolfratshausen, Isartal, Ober- bayern	SEILER	—
8	8	○	Miesbach, Oberbayern	v. DEHN	6, 1948/49
9	9	○	Innsbruck, Tirol	M. BURMANN	—
10	10	○	Silltal, südlich Innsbruck	M. BURMANN	—
11	11	○	Ritten über Bozen, Südtirol	SEILER	—
12	—	○	Trento, südlich Bozen	PERINI	—
13	—	○	Mt. Grgnadal, Westjulische Alpen	SIEDER	13a, 1953/54
14	—	○	Vipava, nördlich Triest	SIEDER	—
15	—	●	Triest	MEIER u. SIEDER	—
16	—	○	Matulje, Fiume	MEIER u. SIEDER	—
17	12	●	Pfenningberg (etwa 350—400 m) bei Linz	KLIMESCH	8*, 14*, 1950/51
18	13	●	Luftenberg (etwa 300 m) bei Linz	KLIMESCH	3, 30*, 31*, 1943/44; 5, 1944/45; 15*, 1945/46; 18, 1947/48
19	14	○	Wien	ZERNY, KITSCHELT	52*, 1944/45; 37, 41*, 1945/46
20	15	○	Steyr, Oberösterreich	MITTERBERGER	—
21	16	○	Steyermühl, Oberösterreich	MEIER	—
22	17	○	Traunstein (800 m), Oberösterreich	FOLTIN	—
23	18	○	Gstatterboden an der Enns, Steiermark	MEIER	—
24	19	○	Hieflau an der Enns, Steiermark	MEIER	—
25	20	○	Kindberg an der Mürz, Steier- mark	MEIER	—
26	21	○	Kapfenberg an der Mürz, Steier- mark	MEIER	—
27	22	○	Proleb an der Mürz, Steier- mark	MEIER	—
28	23	○	Leoben an der Mürz, Steier- mark	MEIER	—
29	24	●	Reiting am Gössneck, 1200 bis 1300 m, Eisenerzalpen	MEIER	—
30	25	●	Zinken, 1700—2100 m, Rotten- manner Tauern, Steiermark	MEIER	—
31	26	●	Pletzen am Ringkogel, Rotten- manner Tauern, Steiermark	MEIER	—
32	27	○	St. Georgen, oberes Murtal, Steiermark	MEIER	—
33	28	○	Gleinalpe-Steinplan, 1200 bis 1300 m, Steiermark	MEIER	—
34	29	●	Zirbitzkogel, Winterleitenhütte, 1700—1900 m, Seetaleralpen, Steiermark	MEIER	—
35	30	●	Zirbitzkogel, Kulmerhütte 1800 m, Seetaleralpen, Steiermark	MEIER	—

Tabelle 6 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Kar- ten- Nr.		Fundplätze	Material gesammelt von	Aufzuchten oder Kreuzungen * Kultur-Nr. und Zuchtjahr
36	31	●	Metnitzeralpen, 1300—1500 m, Kärnten	MEIER	—
37	32	○	Graz, Steiermark	MEIXNER	8, 1944/45; 13*, 1945/46
38	33	○	Gösting bei Graz, Steiermark . .	MEIER	—
39	34	○	Köflach, Steiermark	MEIER	5, 1955/56
40	35	○	Friesach, Kärnten	MEIER	—
41	36	○	Gurk, Gurktal, Kärnten	MEIER	—
42	37	○	Althofen-Hirt, Gurktal, Kärnten	MEIER, SIEDER	—
43	38	○	Eberstein, 700 m, Görtscitztal, Kärnten	SIEDER	—
44	39	○	Obereberstein, 750 m, Görtscitz- tal, Kärnten	SIEDER	—
45	40	○	St. Oswald, 1050 m, Görtscitztal, Kärnten	SIEDER	—
46	41	●	Sausalpe, Truckerhütte, 1600 m, Kärnten	SIEDER	—
47	42	●	Sausalpe, Klippitzörl, 1600 m, Kärnten	SIEDER	—
48	43	○	St. Leonhard, Lavanttal, Kärnten	MEIER	—
49	44	○	Twimberg, Lavanttal, Kärnten	MEIER	—
50	45	○	St. Gertraud, Lavanttal, Kärnten	MEIER	—
51	46	○	Launsdorf, Gurktal, Kärnten . .	MEIER	—
52	47	○	Brückl, Gurktal, Kärnten . . .	SIEDER	—
53	48	○	Wietersdorf, Görtscitztal, Kärnten	MEIER	—
54	49	○	St. Georgen, südlich Graz, Steiermark	MEIER	—
55	50	○	Marburg, Maribor an der Drava	HOFMANN	3, 1944/45; 17*, 1945/46
56	51	○	Klagenfurt, Kärnten	SIEDER	—
57	52	○	Warmbad-Villach, Kärnten . . .	SIEDER	—
58	53	○	Arnoldstein, Kärnten	SIEDER	—
59	54	●	Paternion-Feistritz, Mölltal, Kärnten	SIEDER	—

Außerdem prüften wir im Aufzuchtexperiment, vorgreifend gesagt, rund 30 verschiedene Lokalformen von Deutschland, Österreich, Tschechoslowakei, Polen, Finnland, Schweden, Norwegen, Dänemark, England, Frankreich, Italien, Kanada (vgl. Tabelle 6, 8, 9). Manche dieser Lokalformen, die wir für unsere Intersexualitätsuntersuchungen brauchten (vgl. SEILER 1958), züchteten wir in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren. Mit einer Ausnahme erwiesen sich alle ebenfalls als rein thelytok. In einer Aufzucht eines parthenogenetischen Geleges von Helsinki erhielten wir dagegen ein Männchen; doch sind wir soviel wie sicher, daß dieses Tier durch eine Unaufmerksamkeit aus einer bisexuellen Kultur in diejenige von Helsinki hineingeriet.

Die diploid parthenogenetische *Triquetrella* ist, wie geschildert, nicht rein thelytok; bei einigen Lokalformen treten mit einiger Regelmäßigkeit vereinzelte Männchen auf. Ihre Entstehung konnte weitgehend aufgeklärt werden (vgl. SEILER 1960). Und jetzt erwächst für uns die Aufgabe zu erklären, warum die tetraploide *Triquetrella* rein thelytok ist. Dazu müßten wir über die Geschlechts-

chromosomen der tetraploiden Form Bescheid wissen und ferner wissen, wie die Aufregulierung zur Tetraploidie erfolgt. Das sind die Hauptprobleme, die uns in der nächsten Mitteilung (IV) beschäftigen werden; ob uns die Lösung glückt, wissen wir noch nicht.

2. *Triquetrella* in den Ostalpen

Was die *Triquetrella* außerhalb der Schweiz anlängt, waren wir im wesentlichen auf die Hilfe von Kollegen oder Freunden angewiesen und können zumeist nicht mehr bieten als Stichproben. Nur für den südöstlichen, für unsere Zwecke interessantesten Teil der Ostalpen besitzen wir, dank der Mitarbeit österreichischer Entomologen (vgl. S. 266) ein einigermaßen ausreichendes Beobachtungsmaterial.

a) Bemerkungen über die Vergletscherung. Der Rheingletscher der Risseiszeit stieß im Nordosten bis an die Donau und den Riss vor. Für die übrigen Gletscher am Nordhang der Ostalpen ist charakteristisch, daß sie wenig über den Alpenrand ins Vorland vorrückten (vgl. Tafel III); am weitesten kam der Inngletscher, der in der Risseiszeit bis Erding vorstieß (vgl. v. KLEBELSBERG: Gletscherkunde, Abb. 84) und das Fundamentalwerk von PENK u. BRÜCKNER über die Eiszeiten, Bd. III). München, Linz, Steyr, Graz lagen in der Riss- und Würmeiszeit außerhalb der Gletschergrenzen (Tafel III).

Für unsere Zwecke interessiert die Vergletscherung der Südostabdachung der Alpen (vgl. Tafel III). Die beiden großen Gletscher der Mur und der Drau blieben zur Würmeiszeit weit innerhalb des Alpenrandes, beide zudem noch mehr oder minder getrennt durch ein aperes Gebiet, das etwa 50 km nach Westen greift. Eine Vorlandsvergletscherung fehlt also im Osten und Südosten ganz. Das ist verständlich, denn die Berghöhen nehmen gegen Osten zu ab, desgleichen nehmen die Niederschlagsmengen ab, denn das Klima wird kontinentaler. Westlich und östlich des Lavanttales haben die höchsten Erhebungen aber noch kleine Eigenvergletscherungen oder doch Firnkappen; das trifft z. B. zu für die höchsten Erhebungen der Saualpe (2081 m) und der Seetaleralpen (2377 m), die westlich des Lavanttales liegen (Fundplätze K₄₀ - 42 und K₂₉ und K₃₀) und für die Koralpen, östlich des Lavanttales.

b) Die Verbreitung von *Triquetrella*. Wir verfolgen *Triquetrella* zunächst auf einer Nordsüdlinie durch den zentralen Teil der Ostalpen von München — über Innsbruck—Bozen—Triest nach Fiume (vgl. Tabelle 6 und die Tafel III). Die engere und weitere Umgebung München (K₁₋₈) ist rein tetraploid. Eine Linie von München-Bogenhausen (K₂) zogen wir in sechs aufeinanderfolgenden Generationen auf und erhielten, wie bei allen anderen Aufzuchten tetraploid parthenogenetischer Lokalformen, ausschließlich Weibchen.

Auch die übrigen Stationen auf unserer Nordsüdlinie (vgl. Tabelle 6, L₉₋₁₆) sind rein tetraploid. Davon macht nur Triest (L₁₅) eine Ausnahme. Triest ist bissexuell. Über das Biotop dieser bisexuellen *Triquetrella* schreibt SIEDER: „Wir (MEIER und SIEDER) fanden die Säcke in den breiten Troggräben, die von den Karsthöhen gegen die Stadt herunterziehen und durch die nur bei starken Regengüssen Wasser rinnt. Die Säcke waren an den Stämmen von Buchen, Eichen und Edelkastanien angesponnen.“

Unser Hauptmaterial aus den Ostalpen stammt aber aus dem Mur- und Draugebiet, und zwar aus dem Grenzgebiet der Vergletscherung. Die Tabelle 6 und die Tafel III orientieren über die Fundplätze, von welchen uns die österreichischen Freunde je so reichliches Material zur Verfügung stellten, daß wir, abgesehen von der Prüfung der bisexuellen und gemischten Populationen, meist auf Aufzuchten verzichten konnten. Auf der Karte numerieren wir hier von Norden nach Süden. Dem Leser sei empfohlen, zur Ergänzung unserer hydrographischen Kartenskizze der Tafel III eine topographische Karte der Ostalpen zuzuziehen.

Die beiden Fundplätze in der Nähe von Linz (K_{12, 13}) interessieren besonders. Hier sind alle drei *Triquetrella*-Rassen nebeneinander; die bisexuelle Form dominiert stark und ist zudem hier relativ häufig. Über den zahlenmäßigen Anteil der beiden parthenogenetischen Rassen an den Populationen von K₁₂ und K₁₃ kann nichts Sichereres ausgesagt werden, denn wir erhielten von Dr. KLIMESCH (Linz) (der die Freundlichkeit hatte, uns jahrelang mit *Triquetrella* „zu beliefern“) fast ausschließlich Männchen und nur relativ wenige Weibchen (schätzungsweise 1000:50). Die männlichen Raupen spinnen ihren Sack an Buchenhochstämmen an; wo die Weibchen sich verpuppen, konnte Dr. KLIMESCH bis heute noch nicht ausfindig machen.

Vorgreifend gesagt, passierte mir (SEILER) dasselbe an dem gemischten Fundplatz in Nürnberg (siehe S. 296). Auch hier ist *Triquetrella* relativ häufig; es handelt sich um einen Föhrenhochwald auf magerem Sandboden; Unterholz fehlt, der spärliche Pflanzenwuchs besteht aus Gräsern, Erika, Ginster, Heidelbeeren, Moos usw. Ich trug im Laufe der Jahre zu Kreuzungszwecken ein sehr großes Material ein, aus welchem fast nur Männchen schlüpften. Das primäre Sexualverhältnis beträgt aber hier, wie in Linz, fast genau 1:1 (vgl. für Linz Tabelle 2, S. 274). Wo die weiblichen Raupen sich zur Verpuppung anspinnen, ist also auch für Nürnberg noch zu ermitteln; vermutlich geschieht das in Bodennähe.

Abgesehen von Linz haben alle übrigen Fundplätze, die außerhalb der Gletschergrenze liegen, die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella* (vgl. Tafel III und Tabelle 6). Auch im vergletscherten Gebiet kann die tetraploide Form vorhanden sein (vgl. z. B. K₅₁₋₅₃); das trifft vor allem für Tallagen zu. In Höhenlagen über der Oberfläche der Würmletscher, findet man auf den Nunatakkern heute noch die bisexuelle Form (vgl. Tabelle 6 und Tafel III, K_{25, 26, 31}). Dasselbe gilt für Berge, welche zwar außerhalb der Gletschergrenze liegen, aber Firnkämme hatten (vgl. PENK, Bd. III, Abb. S. 1072/1073) (Tafel III, K_{30, 31} und K_{41, 42}).

Nebenbei bemerkt, werden hier nur die bisexuellen Fundplätze aufgezählt, deren Populationen wir im Experiment prüfen konnten. MEIER und SIEDER kennen aber noch eine ganze Reihe weiterer Fundorte mit der bisexuellen Form. Auch kennen wir mehr Fundplätze mit der parthenogenetischen *Triquetrella*, als in unserer Tafel III aufgeführt sind. Wir haben nur diejenigen aufgenommen, an welchen die Chromosomenzählung eindeutig glückte.

Es fällt auf, daß zwei der bisexuellen Fundplätze (K₂₉ und K₄₂) neben der bisexuellen noch die tetraploide *Triquetrella* haben. Man ist versucht, zu folgern, daß in den Ostalpen die Tage der bisexuellen *Triquetrella* gezählt sein dürften, ähnlich wie auf der Südabdachung der Zentralalpen.

Weiter entsteht der Verdacht, daß in den Ostalpen die tetraploide Form direkt aus der bissexuellen entstehen könnte oder, daß die diploid parthenogenetische Phase nur von kurzer Dauer ist. Für die letztere Vorstellung spricht die Tatsache, daß zwar diploid parthenogenetische Lokalformen in den Ostalpen vorhanden sind, aber nur als seltene Ausnahmen (Tafel III, K_{21, 46, 54}). In Reiting (1200 bis 1300 m K₂₄) am Gösseck (2215 m), der eine Erhebung mit Firnkamm (PENK) gewesen sein dürfte, sind beide parthenogenetischen Rassen nebeneinander; das trifft auch zu für Launsdorf im Gurktal (K₄₀); Paternion-Feistritz im Mölltal (K₅₄) hat anscheinend nur die diploid parthenogenetische Form.

Die Möglichkeit, daß die tetraploide *Triquetrella* direkt aus der bissexuellen Form entsteht, bleibt aber bestehen. Freund SIEDER hatte die Güte, auf dem Anmarsch zu einem bissexuellen Fundplatz (Truckerhütte, Saualpe K₄₁) systematisch zu sammeln; das Ergebnis ist in Tafel III unter K₃₇₋₄₀ aufgeführt. Alle Lokalformen K₃₇₋₄₀ waren tetraploid; die diploid parthenogenetische Form fehlt also.

Es scheint demnach fast so, als ob in der Ostabdachung der Alpen in Wirklichkeit beides geschieht: *Entstehung der tetraploiden Form direkt aus der bissexuellen und Entstehung über ein diploid parthenogenetisches Zwischenstadium von kurzer Dauer.*

Zusammenfassend kann man für die Ostalpen folgendes sagen:

1. Wie die Zentralalpen, so haben auch die Ostalpen in dem Teil, der ganz vergletschert war, ausschließlich die tetraploid parthenogenetische Form, wenigstens allem Anschein nach. Unser Tatsachenmaterial ist aber hier nicht ausreichend.
2. Die Ostabdachung der Alpen hat auf den Nunatakkern des Mur- und Draugletschers und auf den Bergen mit Firnkämmen direkt außerhalb der Grenzen der Würmgletscher noch die bissexuelle Form.
3. Vereinzelt ist sie auch auf der Südabdachung der Ostalpen vorhanden (Triest), dementsprechend, was wir für die Südabdachung der Zentralalpen feststellten.
4. Die diploid parthenogenetische Form ist im Osten sehr selten, wiederum vergleichbar den Verhältnissen auf der Südabdachung der Zentralalpen.
5. Außerhalb der Gletschergrenzen haben wir (abgesehen von Linz) nur die tetraploid parthenogenetische Form.

3. Triquetrella im Gebiet der nordeuropäischen Vereisung und im Gebiet zwischen der alpinen und der nordischen Vergletscherung

Über die Verbreitung von *Triquetrella* in diesen Gebieten haben wir nicht mehr als stichprobenartige Beobachtungen. Aus ihnen wird aber vielleicht doch erkennbar, was vorhanden sein dürfte. Ein kurzer Bericht mag deshalb berechtigt sein.

a) Bemerkungen über die Vergletscherung. Die Abb. 3 gibt eine Vorstellung von der Ausdehnung der maximalen alpinen und nordeuropäischen Vereisung. In Nordeuropa waren Irland und der größte Teil von England von Eis überflutet; nur Süden England blieb dauernd eisfrei. Auf dem Festland erreichte der Gletscher den Niederrhein und kam im Ruhrgebiet etwa bis Duisburg. Weiter ostwärts stieß er am Deutschen Mittelgebirge an. Die Linie Halle—Leipzig—Breslau—

Lemberg—Kiew entspricht ungefähr seiner Südgrenze (vgl. WOLDSTEDT 1958, Bd. II, Tafel I).

Das Gebiet zwischen der alpinen und der nordischen Vereisung blieb im wesentlichen unvergletschert; doch gab es auch hier vereinzelte, kleinere Vergletscherungen. Die bedeutendsten waren die in den Vogesen (Abb. 3); bescheidener war die Vereisung in der Riss- und Würmzeit im Schwarzwald. Nach Osten wird die Vergletscherung noch geringer; das deshalb, weil das Klima kontinen-



Abb. 3. Die maximale Vergletscherung Europas. (Aus HOLDHAUS 1954, Tafel 38)

taler wird. Im Bayrischen und Böhmerwald, in den Sudeten und im Riesengebirge ist die Vereisung nur noch sehr bescheiden; im Thüringer Wald und im Harz konnten nur Spuren von Vergletscherung gefunden werden.

Wir haben später die Frage zu beantworten, von wo aus der nordische Raum nach dem Rückzug der Gletscher neu besiedelt wurde. Um Antwort geben zu können, muß ein Wort über Klima und Flora des unvergletscherten Zwischengebietes gesagt werden:

Für das Maximum der letzten Vereisung wird nach WOLDSTEDT (1954) (Bd. I, S. 316 u.f.) ein Januarmittel angegeben, das wohl zwischen -14° und -22° lag und es ist mit einem Julimittel zwischen 5° und 10° zu rechnen. Das bedeutet im Vergleich mit dem heutigen Klima (vgl. Tabelle 7) eine erhebliche Absenkung der Temperaturen, besonders im Winter. Nun lebt *Triquetrella* heute, wie später

im einzelnen geschildert werden soll, in unmittelbarer Gletschernähe und gedeiht auf 2100—2200 m noch sehr gut, so beispielsweise in der Gipfelregion des Pilatus (2132 m). Außerdem haben wir bei unseren Zuchten auch in den strengsten Wintern niemals Frostschäden wahrgenommen, obwohl wir die *Triquetrella*-Raupen im Freien züchteten und überwinterten. Eine Senkung der Winter-temperatur dürfte die Lebensbedingungen von *Triquetrella* also kaum beeinträchtigen; eher noch die Senkung der Sommertemperatur. Die wird sich aber nur in einer Verlangsamung des Lebenszyklus auswirken. *Triquetrella* hat zumeist einen einjährigen Zyklus; in Höhenlagen und in nordischen Gebieten scheint dieser aber da und dort zweijährig zu sein. Vielleicht war unser Objekt in der Eiszeit überall zweijährig.

Auch die übrigen Lebensbedingungen waren für *Triquetrella* nicht ungünstig. *Triquetrella* ernährt sich, jedenfalls als junge Raupe, wohl ausschließlich von

Tabelle 7. Mittlere Monatstemperaturen für schweizerische Fundorte

Ort	Höhe in m	Zeitraum	Mittlere Temperatur für	
			Januar	Juli
1. Zürich . .	493	1901—1940	—0,1°	+ 17,7°
2. Rigi . .	1787	1901—1940	—4,5°	+ 9,8°
3. Chasseron	1600	1901—1940	—3,8°	+ 10,3°
4. Pilatus .	2068	1901—1940	—5,7°	+ 7,9°

hatte den Charakter der Tundra, war eine sog. Frostschutt-Tundra oder eine Löbtundra oder Löbsteppe, vereinzelt in eine Löbwaldsteppe übergehend (vgl. Vegetationskarte der Würmzeit, WOLDSTEDT I, S. 320).

Es ist also nicht daran zu zweifeln, daß *Triquetrella* im nicht vergletscherten Gebiet existieren konnte.

b) Die heutige Verbreitung von *Triquetrella* im unvergletscherten Zwischen-gebiet. Die Tabelle 8 stellt unsere Befunde zusammen. Fast alle Fundplätze des Zwischengebietes haben die tetraploide *Triquetrella*. Diese Feststellung beruht ausnahmslos auf Chromosomenzählungen. Alle Aufzuchten aus parthenogenetischen Gelegen, die unter Kontrolle entstanden sind, ergaben ausschließlich Weibchen (letzte Kolonne der Tabelle 8). Daß die untersuchten Lokalformen tetraploid sind, ergab sich weiter aus den zahlreichen mit * bezeichneten Kreuzungen parthenogenetischer Weibchen mit Männchen der bisexuellen Rasse. Die F_1 setzt sich zusammen aus Intersexen verschiedener Grade und aus einem kleineren oder größeren Prozentsatz an parthenogenetischen Weibchen, die wohl aus unbefruchteten Eiern hervorgingen, oder aus besamten Eiern, in welchen die Amphi-mixis unterblieb.

Die diploid parthenogenetische Form fehlt im Zwischengebiet, wenn wir absehen von den beiden schon besprochenen Linzer Fundplätzen (L₁₈, L₁₉), an welchen alle drei *Triquetrella*-Rassen vorhanden sind.

Die bisexuelle *Triquetrella* ist außer in Linz, wie erwähnt, noch im Reichswald bei Nürnberg (L₈, Tabelle 8) vorhanden. Wir bezeichneten den Fundplatz (Dutzendteich) als gemischt ☽; das ist vielleicht nicht ganz korrekt, denn die

Algen und Flechten, „Steinflechten, Baumflechten“, nimmt in späteren Stadien auch Detritus, angewelkte Blätter u. dgl. auf und verschmäht selbst animalische Kost nicht. All das war auch während der Zeit der Vergletscherung im Zwischen-gebiet überall zu haben. Dieses

Tabelle 8. *Triquetrella* im Gebiet zwischen der alpinen und der nordeuropäischen Vergletscherung

○ tetraploid; ● bisexual und tetraploid; ●● alle drei Rassen.

Lfd. Nr.		Lokalform	Material erhalten von:	Aufzuchten und Kreuzungen * Kultur-Nr.; Zuchtjahr
1	○	Bexley bei London, England . . .	FORD	17*, 1952/53
2	○	Forêt de Marly, Paris, Frankreich	NARBEL	9, 9 Fr., 1947/48 21*, 1948/49
3	○	Porrentruy, Ajoie, Schweiz, vgl. Tabelle 5		
4	○	Saarbrücken, Pfalz, Deutschland .	LIENIG	1922
5	○	Heidelberg, Baden, Deutschland .	BEYER	4, 5, 1943/44 28*, 32*, 1945/46
6	○	Weinheim, Baden, Deutschland . .	LIENIG	1922
7	○	Tromm, Odenwald, Deutschland . .	LIENIG	—
8	●	Dutzendteich, Nürnberg, Deutschland	SEILER	viele Aufzuchten und Kreuzungen in den Jahren 1924—1928
9	○	Valznerweiher, Nürnberg, Deutschland	SEILER	viele Aufzuchten und Kreuzungen in den Jahren 1924—1928
10	○	Schmausenbuck, Nürnberg, Deutschland	SEILER	
11	○	München und Umgebung, vgl. Tabelle 6 u. Tafel III, K ₁₋₈	SEILER	
12	○	Tharandt bei Dresden, Deutschland	RITSCHELT, GROSCHKE	12, 26, 1944/45 25*, 1945/46 56*, 1946/47
	● ?	Tharandt bei Dresden, Deutschland	RITSCHELT, GROSCHKE	
13	○	Zwickau, Sachsen, Deutschland . .	KAHLE	8, 19, 1948/49
14	○	Klotzsche, Sachsen, Deutschland . .	KAHLE	—
15	○	Tetschen an der Elbe, Tschechoslowakei	ZIMMERMANN	20, 21, 1940/41 24, 76*, 80*, 1941/42 8, 1942/43
16	○	Laube, nördlich Tetschen, Tschechoslowakei	ZIMMERMANN	23, 1940/41; 81*, 82*, 1941/42; 7, 1942/43 15, 69*, 70*, 1943/44 20, 1944/45 3*, 1945/46
17	○	Prag, Tschechoslowakei	SCHWARZ	18*, 1950/51
18	●●	Pfennberg bei Linz, vgl. Tabelle 6, K 12		
19	●●	Luftenberg bei Linz, vgl. Tabelle 6, K 13		
20	○	Steyr, Oberösterreich, vgl. Tabelle 6, K 15		
21	○	Steyrermühl, Oberösterreich, vgl. Tabelle 6, K 16		
22	○	Wien, Oberösterreich, vgl. Tabelle 6, K 14		
23—35	○	Die übrigen Fundplätze der Ost- abdachung der Alpen K 20, 21, 22, 23, 28, 32—34, 43—45, 49, 50, Tabelle 6		
36	○	Ratibor	?	1918

Biotope der bisexuellen und der tetraploid parthenogenetischen Rasse sind verschieden. Die bisexuelle *Triquetrella* fanden wir ausschließlich an Föhrenstämmen, die tetraploid parthenogenetische Form dagegen ausschließlich an Lattenzäunen innerhalb des Forstes oder am Rande des Forstes. Nebenbei bemerkt: die Weibchen dieser parthenogenetischen Rasse werden im Freiland ausnahmsweise begattet; das ergibt sich aus der Tatsache, daß in unserm sehr großen Freilandmaterial vom Dutzendteich sich ein Intersex befand.

Vieelleicht hat außerdem Tharandt (Tabelle 8, L₁₂) die bisexuelle Form. Aus Freilandsäcken schlüpfte auf der Reise nach Zürich ein Männchen, das tot ankam, also nur noch morphologisch geprüft werden konnte. Im großen und ganzen stimmen seine Merkmale mit der üblichen *Triquetrella* überein, in einigen Merkmalen zeigt es nach Dr. SAUTER Abweichungen von der Norm. Daß in der Dresdener Gegend die bisexuelle *Triquetrella* aber vorhanden sein könnte, geht aus der Tatsache hervor, daß im Zoologischen Museum Dresden einheimische *Triquetrella*-Säcke mit männlicher Puppenhülle vorhanden sind.

Das war auch mit einer der Gründe, warum wir uns besonders bemühten, Material aus der weiteren Umgebung von Dresden zu bekommen. Alle Fundplätze, von welchen uns Säcke zugeschickt wurden (Tabelle 8, Nr. 12—16), ergaben aber die tetraploide Form, die wir in Aufzuchtexperimenten und in Kreuzungsversuchen sorgfältig prüften (vgl. letzte Kolonne der Tabelle 8).

Wir vermuten, daß im Zwischengebiet da oder dort noch Reliktareale mit der bisexuellen *Triquetrella* vorhanden sein dürften: der Harz, der Thüringer Wald, das Fichtel-Erz-Riesengebirge, die Sudeten, der Böhmer- und der Bayrische Wald sollten daraufhin geprüft werden. Wir hoffen, daß deutsche und tschechische Forscher das Thema aufnehmen.

Zusammenfassend stellen wir für das unvergletscherte Zwischengebiet das folgende fest:

1. Die bisexuelle *Triquetrella* wird nur noch in vereinzelten Reliktarealen ange troffen (Nürnberg, Linz).
2. Die diploid parthenogenetische Form fehlt fast ganz.
3. Obwohl unser Beobachtungsmaterial noch zu klein ist, geht aus ihm doch deutlich hervor, daß im Zwischengebiet die tetraploide *Triquetrella* vorherrscht.

c) *Triquetrella* im Gebiet der nordischen Vereisung. Die Tabelle 9 stellt unsere Befunde zusammen. Aus Montreal (Tabelle 9, Nr. 1) erhielten wir eine *Solenobia, walshella* genannt. Im Sack gleicht dieses Objekt der *Triquetrella*. Die Kreuzung eines frischgeschlüpften *walshella*-Weibchens mit einem Männchen der bisexuellen *Triquetrella* erfolgte augenblicklich. Es sei daran erinnert, daß nach unseren Befunden (SEILER-PUCHTA 1956) keine andere *Solenobia*-Art spontan mit *Triquetrella* kopuliert. Die Aufzucht eines parthenogenetisch entstandenen Geleges ergab ausschließlich Weibchen, die Chromosomenzahl ist tetraploid und da die F₁ aus der Kreuzung „*walshella*“ ♂ × ♀ *Triquetrella* aus Intersexen und parthenogenetischen Weibchen besteht, schließen wir, daß das, was wir unter dem Namen *walshella* erhielten, identisch ist mit unserer *Triquetrella*. Auch die morphologische Prüfung der „*walshella*“-Weibchen ergab die Übereinstimmung mit *Triquetrella*.

Gleich wie Montreal, sind auch die Lokalformen im Gebiet der europäischen nordischen Vereisung tetraploid (vgl. Tabelle 9). Diese Feststellung beruht für

Tabelle 9. *Triquetrella im Gebiet der nordischen Vereisung*

○ tetraploid.

Lfd. Nr.		Lokalform	Material erhalten von:	Aufzuchten und Kultur-Nr., Zuchtjahr	Kreuzungen*
1	○	Montreal, Kanada	HOFSTETTER- NARBEL	54, 55*, 1948/49	
2	○	Bremen, St. Magnus, Deutschland	EGGE	7, 1948/49; 19*, 1949/50	
3	○	Berlin: Grunewald, Zehlendorf, Wannsee, Liepnitzsee, Bernau usw.	SEILER		viele parth. Zuchten 1915—1920
4	○	Lillerød, Dänemark	THOMSEN	11, 18*, 1945/46	
5	○	Grönhold, Dänemark	THOMSEN	19, 1944/45; 16*, 1945/46	
6	○	Bergen, Hardangerfjord, Norwegen	NILS KNABEN	9a, 1942/43	
7	○	Lund, Schweden	MELANDER	21*, 1950/51	
8	○	Waren, Mecklenburg, Deutschland	SACHTLEBEN	—	
9	○	Bellinchen an der Oder, Neumark	?	9, 1944/45; 14*, 1945/46	
10	○	Lissa bei Breslau	GOETSCH	62*, 1944/45	
11	○	Poznan (Posen) Polen	KIETCZEWSKI	22*, 1950/51	
12	○	Helsinki, Finnland	SUOMALAINEN	17, 1947/48; 3, 1948/49 18*, 1949/50	

alle Lokalformen auf der direkten Chromosomenzählung. Nur bei der Form von Bergen ist uns die nicht geglückt. Aus der Größe der Säcke schließen wir zwar auf Tetraploidie, wohl wissend, daß solche Schlüsse nicht sicher sind. Wie die Tabelle zeigt, können auch die Weibchen dieser nordischen *Triquetrella* gekreuzt werden mit Männchen der bisexuellen Form und wie zu erwarten war, traten in der F_1 Generation auch hier Intersexe auf.

Da unsere Fundplätze im Gebiet der nordischen Vereisung weit auseinanderliegen (vgl. Tabelle 9), wird die Voraussage, daß der nordische Raum ausschließlich die tetraploide *Triquetrella* haben dürfte, nicht zu gewagt sein.

Im Westen des großen nordeuropäischen Inlandes gab es zwar Nunatakker. Die Wahrscheinlichkeit, daß auf ihnen *Triquetrella* die Eiszeit überdauerte und von hier aus sich ausbreitete, scheint aber gering. Auch wenn wir uns darin täuschen sollten, ist doch sicher, daß die Neubesiedelung des gewaltigen, nordischen Raumes (vgl. Abb. 3, S. 295) nach dem Rückgang der Gletscher wohl ausschließlich vom unvergletscherten Zwischengebiet aus erfolgt sein muß und alles spricht dafür, daß *Triquetrella* in der tetraploiden Form einwanderte.

Man kann unsere Befunde kurz so zusammenfassen:

1. Was wir an Lokalformen aus dem Gebiet der nordischen Vereisung auftreiben und zytologisch prüfen konnten, ist tetraploid. Wir vermuten, daß im nordischen Raum die anderen zwei *Triquetrella*-Rassen ganz fehlen.

2. Die Neubesiedelung des nordischen Gebietes muß im wesentlichen vom unvereisten Zwischengebiet aus erfolgt sein.

4. Könnte *Triquetrella* vom unvergletscherten Zwischengebiet in die Schweiz eingewandert sein?

Wie geschildert, hat das Zwischengebiet heute, soweit wir wenigstens wissen, nur die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella*, abgesehen von den beiden bisexuellen Reliktarealen bei Nürnberg und bei Linz. Auch für den Teil der

Schweiz, der unvergletschert blieb, ist eine tetraploid parthenogenetische Lokalform nachgewiesen (Pruntrut K₄₅ der farbigen Karte). Sonst hat die Schweiz heute entlang des Jurahöhenzuges außer einigen bisexuellen Fundplätzen im wesentlichen nur die diploid parthenogenetische Form. Diese ist auch im schweizerischen Mittelland vorherrschend (s. die Tafel I, II und IV).

Nun wird man, wie folgt, argumentieren müssen: Einen Grund zur Annahme, daß die bisexuelle *Triquetrella* aus dem Zwischengebiet, also von Westen und von Norden in die Schweiz eingewandert wäre, haben wir nicht. Welche Form oder welche Formen das Zwischengebiet während der Rissvergletscherung hatte, wissen wir nicht. Sollte die diploid parthenogenetische *Triquetrella* vorhanden gewesen und bei uns eingewandert sein und nach dem Rückzug der Würmgletscher den Jura und das schweizerische Mittelland bevölkert haben, so müßte die Frage beantwortet werden, warum *Triquetrella* jenseits unserer West- und Nordgrenze zur Tetraploidie überging, während sie diesseits der Grenze diploid blieb. Es dürfte unmöglich sein, diese beinahe politische Frage zu beantworten.

Es bliebe noch die Möglichkeit, daß *Triquetrella* entlang der West- und Nordgrenze in der tetraploiden Form einwanderte, und nach dem Grenzübergang, etwa durch Rückmutationen, diploid wurde. Eine solche Annahme ist aber absurd. Die Möglichkeit, daß als ganz seltenes Phänomen die tetraploide *Triquetrella* in die diploid parthenogenetische Form rückmutieren könnte, soll aber zugegeben werden. Wir haben sogar zytologische Anhaltspunkte dafür, daß das ganz ausnahmsweise tatsächlich geschieht. Im Aufzuchtexperiment entdeckten wir aber nichts derartiges; außerdem geht aus der Tatsache, daß die Alpen rein tetraploid sind, hervor, daß eine Rückmutation niemals als häufiges Ereignis vorkommen kann.

Wir dürfen somit schließen:

1. Eine Besiedelung der Schweiz durch Einwanderung der *Triquetrella* von Westen und von Norden kommt nicht in Frage, oder kann doch nur eine ganz untergeordnete Rolle gespielt haben.
2. Die Schweiz muß also, jedenfalls im wesentlichen, von den Nunatakkern aus besiedelt worden sein.

5. Wie erfolgte die Ausbreitung von *Triquetrella* in der Schweiz?

Triquetrella in Gletschernähe

Fast überall, wo wir an den für *Triquetrella* typischen Biotopen nach unserem Objekt suchten, fanden wir es auch, selbst im hintersten Alpental. Es ist nicht leicht, sich vorzustellen, wie es den Weg dahin fand. Die Imagogeneration kann für die Ausbreitung keine Rolle spielen, weil die Weibchen flügellos sind und in ihrem kurzen Leben, das bei den parthenogenetischen Formen höchstens einen Tag dauert, nicht einmal über den Raupensack hinauskommen. Also muß die Ausbreitung auf dem Raupenstadium erfolgen. Dieses ist aber auch von relativ kurzer Dauer. Frühestens Mitte Mai schlüpfen die jungen Räupchen; in höheren Lagen geschieht das erst Mitte bis Ende Juni. Im Herbst sind die Raupen bei dem einjährigen Lebenszyklus erwachsen und suchen, wenn die ersten starken Fröste kommen, ihre Winterschlupfwinkel auf. Das geschieht im Spätherbst, September und Oktober. Im Frühjahr nimmt die einjährige Raupe keine Nahrung

mehr auf, sondern spinnt den Sack an, dreht sich im Sack um und verpuppt sich. Das Anspinnen kann schon in den verborgenen Winterquartieren erfolgen; meist allerdings kriechen die Raupen erst hoch, an Felsblöcken, anstehendem Fels, an Baumstämmen, Lattenzäunen, Trockenmauern usw.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß man sich ernstlich fragen muß, ob die Dauer der Zeitspanne vom Beginn des Rückzuges der Würmgletscher bis heute zur Besiedelung der Schweiz ausreichte, falls es sich um eine aktive Besiedelung handeln sollte. Dabei muß noch in Rechnung gesetzt werden, daß die Raupen, bildlich gesprochen, einen schweren Sack auf dem Rücken tragen und in den Bewegungen behindert sind. Nehmen wir ein konkretes Beispiel, um auf die Schwierigkeiten der Wanderung hinzuweisen. *Triquetrella* sei auf beiden Talseiten der Rhone auf der Höhe von Sion (K₈₆, Tafel IV) angelangt. Sie will weiter talaufwärts und stößt auf der linken Talseite auf den Bergfluß, der aus dem Val d'Hérens kommt. Wie kommt sie hinüber? Bei Sièrre (K₁₃₆) und weiter oben kommen abermals Seitenflüsse der Rhone. Sie muß die Hindernisse irgendwie genommen haben, denn sie ist in Zeneggen (K₁₃₇) hoch über dem Tale der Visp relativ häufig.

Nun können wir uns zur Not vorstellen, daß *Triquetrella* von Zeneggen dem Talhang entlang Zermatt erreichen konnte, wo sie tatsächlich vorhanden ist (K₁₃₉); aber wir können uns nicht vorstellen, wie sie über die Zermatter-Visp hinüber nach Grächen (K₁₃₈) kam. *Triquetrella* ist auch in Saas-Grund (K_{138a}); wie kam sie über die Saaser-Visp hinüber nach Saas-Fee (K_{138b}), wo sie ebenfalls nachgewiesen ist?

Ob *Triquetrella passiv verbreitet wird*? Etwa durch den Wind? Die *Triquetrella*-Raupen leben meist im Verborgenen, unter Steinen, in Felsspalten, in Lücken von Trockenmauern vor allem unter den obersten Deckplatten, in Rissen der Baumrinde und dgl. mehr. Das sind alles keine günstigen Angriffspunkte für eine Verfrachtung durch den Wind. Der mag dann und wann aber eine untergeordnete Rolle gespielt haben oder heute noch spielen, so vielleicht, daß die jungen Räupchen in dem Moment, in welchem sie aus dem mütterlichen Sack schlüpfen, vertragen oder daß die zum Anspinnen hochkriechenden Raupen mitgenommen werden. Aber auf diesem Wege kann die Verbreitung nicht zustande kommen, wie sie *Triquetrella* heute in der Schweiz hat (vgl. Karte). Was man sich sonst noch an Möglichkeiten der passiven Verbreitung ausdenken kann, ist derart, daß eine Aufzählung sich schon gar nicht lohnt.

Oder waren die *Triquetrella*-Weibchen beflügelt zur Zeit der Besiedelung der Schweiz? Dann wäre das Problem der Ausbreitung gelöst, denkt man, vergißt dabei aber, daß die *Triquetrella*-Weibchen ihre Eier in den Raupensack legen und man sich nicht gut vorstellen kann, daß die Weibchen ihren Sack verlassen. Allerdings gibt es Kleinschmetterlinge, die zu den Psychiden gestellt werden und die das tun, so *Diplodoma*. *Diplodoma* hat beflügelte Weibchen und einen Raupensack, der dem *Triquetrella*-Sack sehr ähnlich ist. Die Eier werden aber nach TUTT (Bd. II, 149) außerhalb des Sackes abgelegt und zugedeckt mit Afterwolle, gleich wie z. B. *Lymantria* das macht. *Triquetrella* legt unter normalen Bedingungen aber niemals außerhalb des Sackes ab.

Wären übrigens die *Triquetrella*-Weibchen zur Zeit der Besiedelung der Schweiz beflügelt gewesen, so müßte die Flügellosigkeit erst in jüngster Zeit ent-

standen sein. Das ist aber deshalb undenkbar, weil alle Organe, mit Ausnahme des Geschlechtsapparates, also nicht nur die Flügel, stark zurückgebildet sind, und außerdem hat fast die ganze Familie der Psychiden reduzierte Weibchen. Daß so umfassende Änderungen sozusagen erst kürzlich entstanden sein könnten, ist unmöglich.

Auf die Frage, wie die Schweiz denn sonst besiedelt wurde und wie *Triquetrella* den Weg in jedes Alpental fand, gibt es aber eine denkbar einfache Antwort:

Die Triquetrella-Raupen gingen zu Fuß und folgten dem sich zurückziehenden Gletscher direkt. Daß das so ist, kann man beweisen, wenn man die Verhältnisse an den heutigen Gletschern prüft. Da stellten wir zunächst fest, daß *Triquetrella* in Gletschernähe angetroffen wird, so z. B. am oberen Grindelwaldgletscher (K_{26c, 260a, 200b} der farbigen Karte), am Hohbalmgletscher bei Saas-Fee (K_{138b}), am Fieschergletscher (K_{202a, 202b}), am Rhonegletscher (K_{201a-e}), am Morteratschgletscher (K_{344a}) usw. In keinem Land sind nun die Bewegungen der Gletscher so genau registriert worden wie bei uns. Sehr genau sind wir vor allem über die Bewegungen des Rhonegletschers in den letzten 100 Jahren unterrichtet, bildlich und kartographisch. Die Abb. 4 orientiert über die Situation am Rhonegletscher.

Einige Endmoränen unmittelbar hinter dem Hotel Gletsch markieren die Gletscherenden von Vorstößen der Jahre 1602, 1818 und 1856. Die Abb. 4 zeigt die Ausdehnung des Gletschers im Jahre 1874. Etwa 1 km des sog. Gletschbodens ist bereits eisfrei. 1921 war der ganze Boden eisfrei (etwa 1 $\frac{1}{2}$ km); durch eine erste Marke ist der ungefähre Gletscherstand dieses Jahres angegeben. Die obere Marke deutet den heutigen Stand an.

Natürlich wird *Triquetrella* nur dort dem Gletscher direkt folgen, wo die Lebensbedingungen günstig sind; das ist im Gletschboden der Fall und er ist tatsächlich vom Hotel Gletsch bis zur Marke 1921 mit *Triquetrella* besiedelt, wenn auch nicht dicht. Der Steilhang von der Marke 1921—1961 ist nackter Fels und schwer zugänglich. Da dürfte *Triquetrella* dem Gletscher nicht gefolgt sein.

Es war aber zu erwarten, daß *Triquetrella* nicht nur im Talgrund, sondern auch an den Seitenhängen vorrückt. Der linke Talhang (mit der Furkastraße) ist ungünstig; er hat heute Erlengebüsche, das *Triquetrella* nicht liebt; im Talgrund, unterhalb der Einmündung des Muttbaches, fanden wir aber im Gletscherboden doch einige Säcke. Der rechte Talhang ist günstiger; ganz vereinzelt findet man da und dort *Triquetrella* (vgl. Abb. 4). Relativ gut besiedelt ist eine Seitenmoräne in Untersaas (1989—2100 m). Nach Prof. RENAUD (Lausanne)¹ gehört sie zu dem Vorstoß von 1856; selbst die dem Gletscher zugewandte Seite ist besiedelt, obwohl hier die Verwitterung noch wenig weit gediehen und nur eine sehr magere Pflanzennarbe und ab und zu eine Kümmerlärche oder eine Salixstaude vorhanden ist.

Damit dürfte der Beweis erbracht sein, daß *Triquetrella* dem zurückweichenden Gletscher unmittelbar folgt, und wir verstehen jetzt, daß sie den Weg ins hinterste Alpental findet.

*Auch die Frage, wie kommt *Triquetrella* von einem Flußufer auf das andere,* findet eine einfache Lösung. Ist eine ausgedehnte Endmoräne vorhanden, und fließt das Schmelzwasser unter derselben ab, so besteht für *Triquetrella* eine

¹ Für die briefliche Mitteilung danke ich bestens!

Landverbindung zwischen der einen und der anderen Seite des Haupttales, und unter Umständen zugleich auch zwischen der linken und der rechten Seite eines einmündenden Nebentales. Es stehen aber noch andere Wege offen: so liegt z. B.

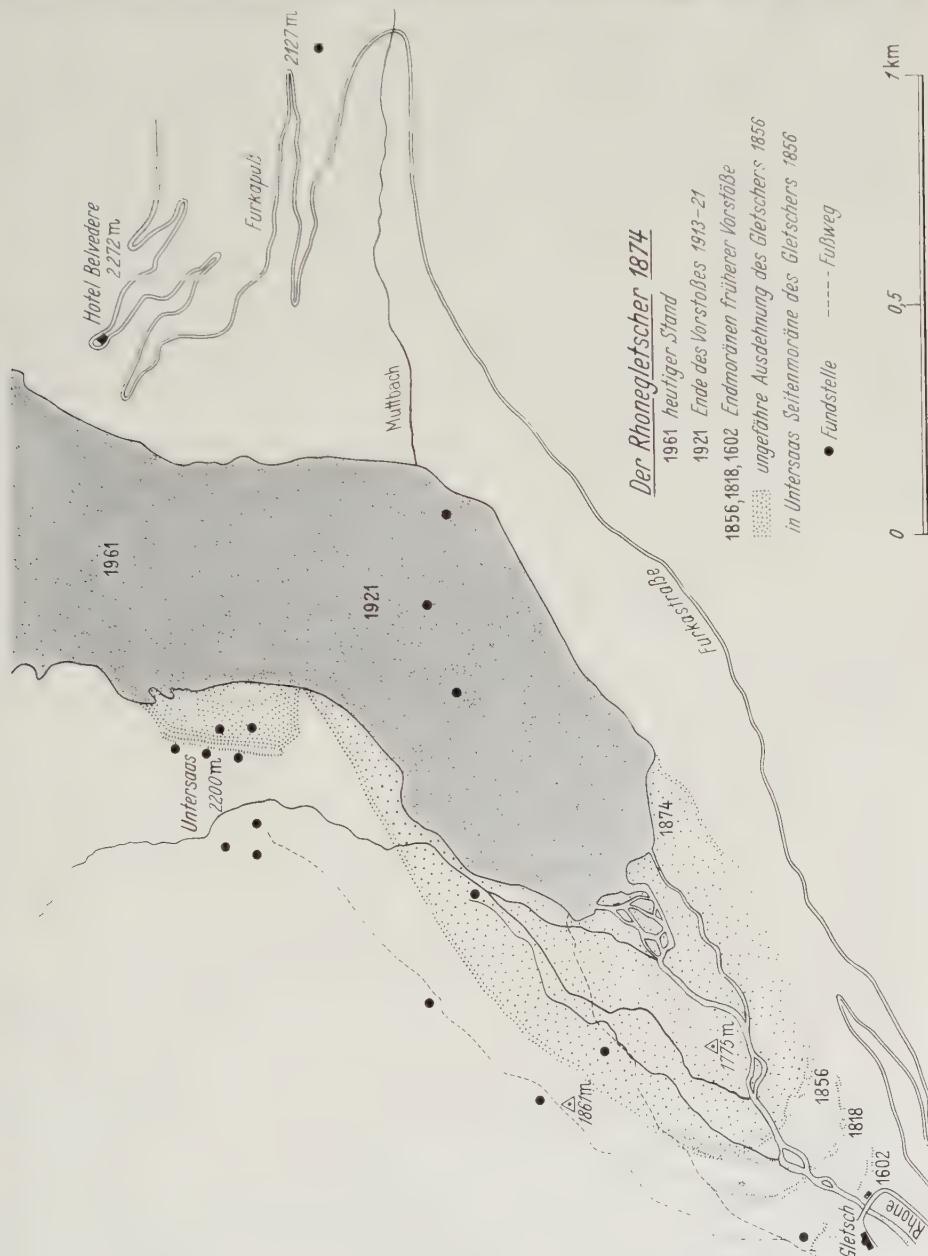


Abb. 4

der Abfluß des Rhonegletschers heute hinten im Gletschboden auf der linken Talseite; *Triquetrella* hatte also die Möglichkeit, sich nach links auszubreiten und sie hat das auch getan. Im hinteren Teil des Gletschbodens ist, mehr auf der

rechten Talseite, eine alte, jetzt trockene Rinne der Rhone. Wenn der Gletscher seinen Stand ändert, ändert sich zumeist auch die Abflußrichtung des Schmelzwassers. Sollte dieses später den Weg in die alte Rinne wiederfinden und der jetzige Lauf austrocknen, dann wäre *Triquetrella* trockenen Fußes von einer auf die andere Flußseite gekommen. Das mag ein Modellbeispiel sein.

Warum wanderte *Triquetrella* aber dem weichenden Gletscher nach? Diese Frage ist leicht zu beantworten. *Triquetrella* lebte auf den Nunatakkern während der langen Dauer der Eiszeit in unmittelbarer Nähe der Gletscher und sie gedeiht in Gletschernähe, wie wir heute feststellen können, sehr gut. Als der Gletscher zurückwich, wanderte sie gleichsam dem ihr günstigen Milieu nach. Hatte der Nunatakker eine Firnkappe oder eine kleine Eigenvergletscherung (vgl. Kapitel I, 3), so konnten die Auswanderer zwei verschiedene Richtungen einschlagen: talwärts, dem weichenden Gletscher nach, oder bergan, der schwindenden Firnkappe und damit dem Berggipfel entgegen. So verstehen wir, daß heute noch *Triquetrella* in der Gipfelregion und oft nur in der Gipfelregion mancher Nunatakker angetroffen wird (Rocher de Naye K_{40, 41}; Dt. de Vaulion K₁; Chasseron K₂₆; Pilatus K_{182, 183}; Rigi K₁₇₉ usw.).

Das Auswandern nach oben hat eine Konzentration der Population auf engem Raum zur Folge, das Wandern talwärts umgekehrt eine Ausbreitung auf einem erweiterten Raum. Auf diesen wichtigen Punkt werden wir zurückkommen.

Man sieht, die Frage, warum wandert *Triquetrella* dem Gletscher nach, bereitet keine Schwierigkeit. Da die Migration aber wohl mehr oder minder richtungslos gewesen sein mag, ist auch klar, daß es je nur einem Teil der Tiere glückte, in Gletschernähe und damit im gewohnten Milieu zu bleiben. Einem anderen Teil glückte das nicht, er blieb auf allen Stationen des Rückzuges der Gletscher zurück und mußte sich dem neuen Milieu anpassen. So resultierte die allgemeine Verbreitung, die *Triquetrella* heute hat.

Der Rückzugs weg der Gletscher gibt den Weg an, auf welchem *Triquetrella* in die Alpentäler einwanderte; es sei denn, man hätte mit der Möglichkeit zu rechnen, daß *Triquetrella* Paßlücken der Alpen überschreitet. Unsere höchsten Fundplätze sind der Pilatus (2132 m, K_{182, 183}) und Untersaas am Rhonegletscher (2100 m, K_{201e}). Auf der linken Seite des Rhonegletschers suchten wir oberhalb des Hotels Belvedere [2272 m (vgl. Abb. 4)] vergebens. Dagegen fanden wir *Triquetrella* weiter unten bei etwa 2100 m in der Nähe der Station Belvedere (Abb. 4). An Paßstraßen haben wir nur den Julier systematisch abgesucht. *Triquetrella* ist in Bivio (1776 bis etwa 1858 m, K₃₄₅) vorhanden; auf der Paßhöhe (2288 m) suchten wir vergebens, fanden sie aber wieder in Silvaplana (1815 m) und an anderen Stellen des Oberengadins (K₃₄₆). Aus den mitgeteilten Befunden ergibt sich, daß es an sich nicht ganz ausgeschlossen wäre, daß *Triquetrella* heute da oder dort Paßlücken überschreiten könnte.

Für die Beantwortung der aufgeworfenen Frage sind aber nicht die heutigen, sondern die eiszeitlichen Verhältnisse maßgebend. Sämtliche Nord-Südpaßlücken und auch die West-Ostübergänge waren noch vereist, als z. B. der Rhonegletscher sich bereits ins Rhonetal und der Rheingletscher ins Rheintal zurückgezogen hatten. Was für diese Gletscher gilt, dürfte m. m. allgemein gelten.

Zur Besiedelung der Alpentäler und ihrer vielen Seitentäler stand für *Triquetrella* also nur ein Weg offen, und das war der Rückzugs weg der Haupt- und Nebengletscher.

Wallis ist also vom unteren Rhonetal her besiedelt worden, Graubünden vom unteren Rheintal her und das Engadin vom Inntal her, das Puschlav (K₃₅₁–356) und das Bergell (K₃₄₇, 348) aus dem Stromgebiet der Adda, der Kanton Tessin und das Misox aus dem Stromgebiet des Tessinflusses.

Gleich liegen die Verhältnisse in anderen Gebieten, so auch auf der Nordabdachung der Alpen. Auch hier waren die Rückzugswege der Gletscher die Wege, auf welchen *Triquetrella* in die Alpentäler einwanderte.

6. Morphologischer und physiologischer Vergleich der drei Rassen von *Triquetrella*

Wir referieren hier noch kurz über einige Befunde, welche wir im folgenden brauchen werden.

Die tetraploide *Triquetrella* ist größer als die diploide und die wieder ist größer, als die bisexuelle Form. An Puppen aus Kulturen, die gut gediehen, sind Volumenmessungen ausgeführt worden (SEILER-PUCHTA 1956, S. 159). Die Puppenvolumina bisexuell → diploid parth. → tetraploid parth. verhalten sich wie 1:1,85 zu 2,14. Wie dieses Verhältnis zu interpretieren ist, soll hier nicht untersucht werden. Es genügt zu wissen, daß die parthenogenetischen Rassen größer und zugleich robuster sind, als die bisexuelle Form. Diese bereitet bei der Aufzucht die größten Schwierigkeiten. Die parthenogenetischen Rassen gedeihen in der Regel besser, am besten die tetraploide *Triquetrella*.

Tabelle 10. Zahl der Eier pro Gelege bei *S. triquetrella*

Art	Herkunft und Kultur-Nr.	Zuchtjahr	Zahl der Gelege	M ± m	σ	Variat. Bereich
1. <i>S. triquetrella</i> bisex. . . .	Dürschiagi (Schweiz) K 15	1954/55	20	111,00 ± 4,69	20,98	58—139
2. <i>S. triquetrella</i> dipl. parth.	Lägern (Schweiz) K 1 + 2	1937/38	29	105,66 ± 4,06	21,85	71—144
3. <i>S. triquetrella</i> dipl. parth.	Erlach (Schweiz) K 1	1954/55	14	86,5 ± 5,43	20,31	54—114
4. <i>S. triquetrella</i> tetr. parth.	Ramersberg (Schweiz) K 12	1946/47	16	143,69 ± 2,45	9,78	116—161
5. <i>S. triquetrella</i> tetr. parth.	Ramersberg (Schweiz) K 3	1945/46	22	140,14 ± 3,98	18,68	87—161

Für unsere Zwecke ist weiter die Feststellung wichtig, daß die diploid parthenogenetische *Triquetrella* durchschnittlich mindestens ebensoviele Eier produziert, wie die bisexuelle Form (Tabelle 10). Die in der Tabelle 10 zufällig herausgegriffene Lokalform von Dürschiagi (K₂₈₉) war besonders vital und dürfte, was die Eizahl anlangt, stark über dem Mittel der bisexuellen Lokalformen stehen. Die diploid parthenogenetische *Triquetrella* ist der bisexuellen aber natürlich vor allem darin überlegen, daß ihre Vermehrungsrate mindestens doppelt so groß ist.

Da die tetraploide *Triquetrella* doppelt so viele Chromosomen hat, wie die diploiden Formen und im Vergleich mit der bisexuellen *Triquetrella* auch doppelt

so groß ist, läge die Vermutung nahe, daß ihre Eier doppelt so groß sein könnten. Das trifft aber nicht zu; die Eigröße der drei Rassen stimmt überein. Für die beiden parthenogenetischen Rassen hat ULRICH ausgedehnte Messungen an lebenden Eiern durchgeführt (vgl. SEILER 1937, Tabelle I, S. 289) und festgestellt, daß ein Größenunterschied nicht besteht. Dafür produziert die tetraploide Form im Mittel annähernd doppelt so viele Eier, wie die diploiden Rassen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die diploid parthenogenetische *Triquetrella* der bisexuellen Form stark überlegen ist, und daß die tetraploide *Triquetrella* im Konkurrenzkampf ein mindestens ebenso großes Plus hat gegenüber der diploid parthenogenetischen Rasse. Da muß allerdings sofort beigelegt werden, daß die Besiedelung nirgendwo so dicht ist, daß eine direkte Konkurrenzierung um einen Lebensraum erfolgen würde.

III. Die Ergebnisse

Wir beschränken uns im folgenden fast ganz auf unser Objekt. Die Parthenogenese- und Polyploidie-Probleme sind in jüngster Zeit so gründlich diskutiert worden (vgl. VANDEL 1946, MATTHEY 1954, WHITE 1954, SWANSON 1957, SUOMALAINEN 1950, 1958), daß die Notwendigkeit, unsere Ergebnisse mit älteren Befunden zu konfrontieren, nicht besteht.

Auch liegt es uns fern, die ausgedehnte Literatur über den Einfluß der Vergletscherung auf die Verbreitung der Tierwelt heranzuziehen. Hier sei nur verwiesen auf das große Werk von HOLDHAUS: „Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas“ (1954) und auf die wertvolle Darstellung von Einzelproblemen in JANETSCHEK (1956).

1. Bemerkungen über die Entstehung der Parthenogenese

a) Die Entwicklung unbesamter Eier. Wir sind in zytologischer Hinsicht gut orientiert über den Weg, auf welchem die Parthenogenese eingeführt wurde (SEILER 1959, 1960). Er ist genial einfach: der ganze Chromosomen-Mechanismus der bisexuellen *Triquetrella* wird unverändert übernommen; selbst der Geschlechtschromosomen-Mechanismus wird beibehalten: ein Teil der diploid parthenogenetischen Lokalformen hat außerdem, entsprechend den Verhältnissen bei der bisexuellen *Triquetrella*, den XO-, der andere den XY-Typus und es werden zwei Sorten von Eiern gebildet, und zwar auch im Zahlenverhältnis 1:1. Trotzdem entstehen nur Weibchen, denn nach den Reifeteilungen geschieht etwas Unwahrscheinliches: es findet zwischen zwei Richtungskörpern eine Art Selbstbefruchtung statt und aus dem diploiden Kopulationsprodukt (innerer Deszendent des I. Richtungskörpers + II. Richtungskörpers), dem sog. Richtungskopulationskern (R.K.K.), entsteht der Organismus und weil der R.K.K. immer die XO- bzw. die XY-Konstitution hat (vgl. SEILER 1960, Abb. 6, S. 54), resultieren nur Weibchen.

Für unsere Zwecke interessiert das Verhalten des haploiden Eikernes. Nach den Reifeteilungen wandert er zunächst an die Stelle, an welcher im besamten Ei die Amphimixis stattfindet (vgl. l. e. Abb. 7, S. 56). Wird nun das Ei der parthenogenetischen *Triquetrella* besamt, so erfolgt an dieser Stelle auch die Amphimixis, jedenfalls bei den diploid parthenogenetischen Lokalformen, welche der bisexuellen *Triquetrella* noch nahestehen. In diesem Fall blockiert der Befrucht-

tungskern die Weiterentwicklung des R.K.K., gleich wie das auch im Ei der bisexuellen *Triquetrella* geschieht. Bei dieser wird nämlich auch ein R.K.K. gebildet; der R.K.K. ist also keineswegs eine Neubildung der Parthenogenese; er stand sozusagen verwendungsbereit da und wurde bei der Entstehung der Parthenogenese nur in geschickter Weise herangezogen und zu Ehren geführt.

Im unbesamten parthenogenetischen Ei „wandert“ der haploide Eikern hierauf an den vorderen Eipol (vgl. Abb. 7, l. c.) und kommt an der Eiperipherie in das Keimhautblastem zu liegen. Hier laufen die ersten Furchungsteilungen ab und durch unregelmäßige automiktische Vorgänge erfolgt die Erhöhung der Chromosomenzahl. Dabei entstehen zum Teil hochpolyplioide Kerne. Aus der Art, wie diese Kernverschmelzungen erfolgen, wird klar, daß die Abkömmlinge des Eikernes dem Untergang geweiht sind.

Wenn man sich fragt, warum das geschieht, so könnte man zunächst vermuten, daß im Keimhautblastem zu dieser Entwicklungszeit eine geordnete Entwicklung noch nicht möglich ist, geht doch der äußere Deszendent des ersten Richtungskörpers, der auch im Keimhautblastem liegt, ebenfalls zugrunde. Die ersten Furchungsteilungen des R.K.K. laufen dagegen in dem Eibezirk ab, in welchem auch bei amphimiktischer Fortpflanzung die erste Furchung erfolgt, und der dafür prädestiniert ist.

In einer ersten Mitteilung über die Entwicklung im diploid parthenogenetischen Ei (SEILER 1953) wurde aber schon darauf hingewiesen, daß wohl in erster Linie ein Zeitfaktor eine Rolle spielt. Die Automixis von Deszendenten des Eikernes erfolgt in der Regel erst nach der 3.—5. Furchungsteilung; lange vor dieser Phase ist der R.K.K. aber schon gebildet, die Chromosomenzahl zur Diploidie aufreguliert und es sind bereits die ersten Furchungsteilungen des R.K.K. erfolgt. Die Deszendenten des R.K.K. mögen nun einen hemmenden Einfluß auf den Ablauf der Mitosen der Abkömmlinge des Eikernes ausüben und diese bleiben deshalb stecken (l. c. S. 46). Kurz gesagt, im parthenogenetischen Ei blockiert der in der Entwicklung vorauselende R.K.K. die Weiterentwicklung des zeitlich nachhinkenden Eikernes; der hat bei seiner Wanderung an den vorderen Eipol seine Chance vertan.

Der Kreis der Feststellungen wird geschlossen durch die Beobachtung, daß im unbesamt abgelegten Ei der bisexuellen *Triquetrella* sich sowohl der R.K.K. wie der Eikern unkontrolliert weiterentwickelt. So entsteht meist ein Chaos und der Keim stirbt in der Regel früh schon ab. Weder blockiert also hier der R.K.K. den Eikern, noch umgekehrt. Daraus ergibt sich, daß Faktoren, welche die Bildung und die Weiterentwicklung des R.K.K. beschleunigen oder die des Eikernes verlangsamen, oder die beides tun, die Entstehung der Parthenogenese begünstigen.

Wie bei der Entstehung der Parthenogenese der R.K.K. dem Eikern den Rang abgelaufen hat, kann im einzelnen noch nicht rekonstruiert werden; das eine aber ist jetzt schon sicher, daß das nicht auf einen Schlag geschah, denn es gibt diploid parthenogenetische Lokalformen, bei welchen die Parthenogenese noch nicht stabilisiert ist und regelmäßig ein ansehnlicher Teil der Eier in der Entwicklung stecken bleibt (vgl. Tabelle 1 u. 2, SEILER 1960). Da ist also offenbar die Vorherrschaft des R.K.K. noch nicht genügend gesichert.

Die Verhältnisse scheinen bei fakultativ parthenogenetischen *Drosophila*-arten in mehr als einer Hinsicht ähnlich zu liegen. Nach STALKER (1954) entwickeln sich nur ungefähr 1,5% der unbesamt abgelegten Eier von *D. parthenogenetica* und *D. polymorpha*; bei einem thelytok parthenogenetischen Stamm von *D. mangabeirai* entwickeln sich etwa 60%, davon erreichen aber nur 80% das adulte Stadium (CARSON, WHEELER and HEED 1957). SPRACKLING (1960) hat STALKERS Objekte statistisch-zytologisch untersucht und kommt zu einigen Feststellungen, die sich mit den unserigen decken. "The healthier nuclei in pre-blastoderm embryos developing from unfertilized eggs were generally located deep within the egg cytoplasm; those in the cortex were usually degenerate and were not cleaving normally "(p. 256).

Wie bei *Triquetrella* verläuft die Meiose bei *D. parthenogenetica* wohl in der Regel normal. Während der ersten Furchung wird dann die Chromosomenzahl meist aufreguliert. Es scheint SPRACKLING zytologisch aber nicht gelungen zu sein, zu zeigen, wie das im einzelnen geschieht, nur das eine scheint sicher zu sein, daß Richtungskörper herangezogen werden; dasselbe trifft auch zu für *D. mangabeirai*. Über die ältere Literatur zur fakultativen Parthenogenese hat VANDEL (1936) referiert.

Während der fakultativen Parthenogenese bei *D. parthenogenetica* in natürlichen Populationen wohl keine Bedeutung zukommt, ist das bei *D. mangabeirai* offenbar der Fall „where the system has presumably evolved under natural selection“ (MURDY and CARSON 1959, p. 362). Daß bei *Triquetrella* die parthenogenetische Vermehrung einen positiven Selektionswert hat, steht außer Zweifel. Die Art, wie die Parthenogenese eingeführt wurde, könnte außerdem nicht zweckmäßiger sein. Solange noch Männchen vorhanden sind, können parthenogenetische Weibchen begattet werden; es kann auf amphimiktische Vermehrung umgeschaltet werden und es treten Entwicklungsstörungen nicht auf. Und fehlen Männchen, so geht es auch ohne sie. Die Unabhängigkeit der Weibchen bedeutet für *Triquetrella* bei der Kurzlebigkeit und Hinfälligkeit der Imagogeneration außerordentlich viel; außerdem ist die Vermehrungsrate bei Parthenogenese doppelt so groß wie bei bisexueller Vermehrung.

b) Eiablage ohne Begattung der bisexuellen Weibchen und Folgeerscheinungen. Es sei daran erinnert, daß die Weibchen der bisexuellen *Triquetrella* dann, wenn die Begattung ausbleibt, sich sehr intensiv bemühen, unbesamte Eier zu legen und daß das nicht selten glückt (vgl. Tabelle 3, S. 106, SEILER 1959). Wir prüften diese Tendenz zur Parthenogenese bei fast allen uns bekannten bisexuellen Lokalformen, wobei wir uns natürlich besonders interessierten für die Fundplätze, an welchen neben der bisexuellen *Triquetrella* auch die diploid parthenogenetische vorhanden ist; wir mußten feststellen, daß ein greifbarer Unterschied in der Stärke der Tendenz zur Parthenogenese nicht nachweisbar ist.

Alle Faktoren nun, welche die bisexuellen Weibchen veranlassen, die Ablage unbesamter Eier zu versuchen, könnten die Entstehung der Parthenogenese begünstigen. Schon in der ersten Arbeit über *Triquetrella* (vgl. SEILER 1923, S. 27) beschäftigte uns der Gedanke, ob das Auftreten der Parthenogenese mit dem Seltenerwerden der Männchen in ursächlichem Zusammenhang stehen könnte. Dieser Verdacht ist für andere Objekte oft ausgesprochen und ebenso oft bezweifelt worden. So schreibt VANDEL in seinem grundlegenden Buch über Parthenogenese

(1931, S. 312 u. f.): „On pourrait admettre, enfin, que la parthénogénèse représente une propriété acquise progressivement, les femelles ayant acquis l’habitude de pondre, en raison de la rareté des mâles, des œufs non fécondés dont un nombre de plus en plus élevé, au cours des générations successives, aurait été capable de se développer. Les quelques faits que nous connaissons contredisent cette hypothèse . . . Nous concluerons en disant que l’absence de fécondation considérée comme facteur capable de provoquer l’apparition d’une reproduction parthénogénétique constitue une hypothèse possible; mais que cette hypothèse n’a jamais été vérifiée, jusqu’ici, de façon certaine, et qu’en tout cas, elle ne saurait s’appliquer à la totalité des cas de parthénogénèse.“

Trotz der Skepsis VANDELS schien es uns gut und auch zweckmäßig, die ausgesprochene Hypothese weiter zu verfolgen, weil eine andere und bessere Arbeitshypothese, die sich auf *Triquetrella* anwenden ließe, nicht existiert. Deshalb bemühten wir uns zunächst, über das Sexualverhältnis bei den verschiedenen Lokalformen der bisexuellen *Triquetrella* eindeutigen und endgültigen Aufschluß zu bekommen. Erhebungen in der freien Natur scheiden als unbrauchbar aus, weil es Biotope gibt, an welchen die erwachsenen weiblichen und männlichen Raupen ihre Säcke an verschiedenen Orten anspinnen und wir, wie erwähnt, die Stellen, an welchen sich die weiblichen Tiere vorzugsweise anspinnen, für Nürnberg und Linz z. B. überhaupt noch nicht kennen und anderwärts ist die Besiedelung zu wenig dicht, um aus Freilandbeobachtungen verwendbare Resultate zu bekommen.

Auch die Resultate aus Aufzuchten scheiden der relativ hohen Sterblichkeit wegen aus. Man kann aber das Sexualverhältnis, wie geschildert (vgl. S. 272), ganz eindeutig an frischgeschlüpften Räupchen feststellen. Es beträgt nahezu genau 1:1: nicht nur ist keine Minderzahl an Männchen vorhanden, in Wirklichkeit besteht im Gegenteil ein statistisch gesicherter, schwacher Männchenüberschuß.

Und trotzdem könnte, so wie die Dinge bei *Triquetrella* liegen, ein wahrer Kern in der Hypothese stecken. Nur ist der springende Punkt nicht eine Verschiebung des Sexualverhältnisses zuungunsten der Männchen, sondern die Dichte der Besiedelung ist entscheidend. Ist ein Verbreitungsgebiet dicht besiedelt, so dürften die meisten Weibchen begattet werden, obwohl die Imagines sehr kurzlebig, hinfällig und gefährdet sind. Das letztere trifft vor allen Dingen für die Männchen zu. Außerdem ist zu bedenken, daß die Schlüpfetermine für beide Geschlechter verschieden liegen (vgl. S. 273); das wirkt sich bei normaler Besiedlungsdichte günstig aus, verkehrt sich aber ins Gegenteil, wenn die Besiedelung spärlich ist. Selbst an relativ dicht besiedelten Fundplätzen können, wie wir wissen, vereinzelte Weibchen unbegattet bleiben. Sucht man nämlich einen solchen Fundplatz nach dem Schlüpfen der Imagines ab, so findet man oft Weibchensäcke ohne Gelege, aber gefüllt mit Afterwolle. Wie wir aus den Erfahrungen im Laboratorium wissen, versuchen unbegattete bisexuelle Weibchen zu legen und decken das Gelege, auch wenn es nur „imaginär“ ist, oder nur aus wenigen Eiern besteht, mit Afterwolle zu, wie sie das unter normalen Umständen nach fertiger Ablage gewohnt sind. Wenn schon an Fundplätzen, welche relativ dicht besiedelt sind, Weibchen unbegattet bleiben, dann erst recht an Fundplätzen, die nur spärlich besiedelt sind. Das ist direkt festgestellt für den Lägernfundplatz (K₁₅₅), und

einige andere Fundplätze. Da nun setzen unsere Überlegungen über die eiszeitlichen Verhältnisse ein.

Als die Gletscher sich zurückzogen, änderten sich die ökologischen Verhältnisse auf den Nunatakkern. Das hatte eine Migration der bisexuellen *Triquetrella* zur Folge. Die konnte, wie geschildert, in zwei entgegengesetzten Richtungen erfolgen, einmal talwärts, dann gipfelwärts. Wir verfolgen das Schicksal der „beiden Kategorien“ von Auswanderern getrennt.

Das Land, das der zurückweichende Gletscher freigab und in das *Triquetrella* einzog, war anfangs nur wenig dicht besiedelt. Da geschah dasselbe, was auch heute in wenig dicht besiedelten Gebieten geschieht: wenn bisexuelle Weibchen nicht begattet werden, so versuchen sie, unbesamte Eier zu legen; das glückt ab und zu. Außerdem ist die Tendenz zur parthenogenetischen Entwicklung der Eier so groß, daß wohl alle unbesamt abgelegten Eier einen Anlauf zur Entwicklung nehmen. Die stoppt zwar in der Regel früh schon, aber ausnahmsweise entstehen, wie geschildert, fertige Räupchen.

Nun ist mir (SEILER) selbst zwar eine Aufzucht solcher Räupchen an *Triquetrella* nicht geeglückt. Aber was bedeuten die paar Experimente, die ein Mensch machen kann, gegenüber dem, was die Natur kann. Anderen Forschern ist übrigens die Aufzucht aus unbesamten Eiern an anderen bisexuellen Schmetterlingen geeglückt (vgl. SEILER 1960, S. 82).

Welche Faktoren zusammentreffen müssen, um dem R.K.K. das Übergewicht über den Eikern zu geben (davon hängt es ab!) wissen wir zwar nicht. Das eine aber scheint sicher, daß die Entstehung einer erblich fixierten Parthenogenese begünstigt wurde erstens durch die Bedingungen, unter welchen *Triquetrella* beim Rückzug der Gletscher lebte und zweitens durch die natürliche Tendenz zur Parthenogenese, die *Triquetrella* hat.

Die zweite Kategorie von Auswanderern ging, wie geschildert, bergaufwärts und besiedelte die freigewordene Gipfelregion. Die Population konzentrierte sich so auf einem engeren Raum. Deshalb blieb die Besiedelung dicht genug, so daß die bisexuelle Vermehrung in der Gipfelregion der Nunatakker da und dort bis auf den heutigen Tag erhalten blieb.

Man kann einwenden: hier wird aus dem heutigen Zustand auf Vorgänge geschlossen, welche in der Vergangenheit sich abspielten; vielleicht hat sich der Übergang bisexuell → diploid parth. gar nicht in der Nähe der Nunatakker oder gar auf denselben vollzogen, sondern es hat die bisexuelle *Triquetrella* zunächst vielleicht das ganze Mittelland besiedelt und erst in rückläufiger Richtung fortschreitend hat sich die Umwandlung vollzogen. Diese ist heute in Nähe der Nunatakker oder in der Gipfelregion derselben angelangt.

Wir glauben nicht, daß diese rein spekulative Auffassung Gewicht hat, sehen jedenfalls keinen einzigen triftigen Grund, der uns zwingen würde, so zu argumentieren, wie wir es eben taten; auch wüßten wir keine Antwort auf die Frage, warum die Verhältnisse im Napfgebiet z. B. (K₁₁₀ usw.) ebenso sind, wie im Gebiet des Aaregletschers (K_{115, 116} usw.), obwohl das ganze Napfgebiet in der Würmzeit eisfrei blieb. Die einfachste Interpretation für beide Gebiete ist die, welche wir im speziellen Teil schon gaben: *Triquetrella* wanderte dem sich zurückziehenden Gletscher in der bisexuellen Form nach und ging, bald etwas früher, bald etwas

später, d. h. bald näher den Nunatakkern, bald etwas weiter weg, zur diploid parthenogenetischen Vermehrung über, wenn die Umwandlung sich nicht schon auf den Nunatakkern (Chasseron K₂₆, Lägern K₁₅₅ usw.) vollzog.

Damit steht die Tatsache in Einklang, daß eine größere Zahl von bisexuellen Fundplätzen heute noch gleichzeitig die diploid parthenogenetische Form hat (K₂₆, 49, 58, 63, 117, 155, 232, 235, 241, 287, 296). Man kann diese Befunde kaum anders interpretieren, als so, daß der Übergang bisex. → diploid parth. hier erst heute sich vollzieht und zwar aus demselben Grunde, wie ehedem: wenn die Besiedelungsdichte ein bestimmtes Maß unterschreitet, dann bleiben bisexuelle Weibchen unbegattet und versuchen, unbesamte Eier zu legen und damit haben wir eine Situation, welche die Entstehung der erblich fixierten Parthenogenese begünstigt.

Es sind nur zwei bisexuelle Fundplätze bekannt, die eine dichte Besiedelung haben. Das sind bezeichnenderweise die beiden einzigen Fundplätze im unvergletscherten Zwischengebiet: Nürnberg und Linz. Die Lebensbedingungen müssen hier für *Triquetrella* günstig sein, deshalb ist die Besiedelung dicht und darum ist *Triquetrella* hier bisexuell geblieben, obwohl ringsherum alles tetraploid geworden ist. Der Reichswald bei Nürnberg war früher der Fundplatz, von welchem wir zu Kreuzungszwecken jährlich Männchen holten (vgl. S. 293), und später erhielten wir von Linz zu demselben Zwecke jährlich ein großes Material; es mögen im ganzen weit über 1000 Männchen gewesen sein! So viele Tiere würde man an den schweizerischen Fundplätzen nicht zusammenbringen, auch wenn man an allen Fundorten sammeln würde.

*Es ist deshalb wahrscheinlich, daß die Tage der bisexuellen *Triquetrella* im schweizerischen Gebiet gezählt sein dürften. In der Ost- und Südschweiz ist sie ja heute schon fast ganz verschwunden.*

Daß die bisexuelle Form gezeichnet ist, kann man direkt feststellen. Den Lägernfundplatz (K₁₅₅) z. B. haben wir über 20 Jahre unter Beobachtung und stellen fest, daß es heute schon schwer fällt, auch nur wenige bisexuelle Tiere zu finden, obwohl wir seit langem von diesem Fundplatz kein Material mehr beziehen und auch in den ersten Jahren nach der Entdeckung (1938 u. f.) nur eine bescheidene Zahl von Tieren eintrugen. Ähnliches gilt für den Fundplatz Albishorn (K₂₂₂), den wir allerdings stärker geschädigt haben. Von allen übrigen schweizerischen Fundplätzen der bisexuellen *Triquetrella* bezogen wir nur soviel an lebendem Material, als zur Orientierung über die Beschaffenheit der Population unerlässlich war.

Im speziellen Teil der Arbeit haben wir die Frage schon berührt (vgl. S. 271), ob ökologische Faktoren irgendwelcher Art den Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung ausgelöst haben könnten. Als primäre Ursachen kommen ökologische Faktoren aber kaum in Frage, weil die Verhältnisse an den gemischten Fundplätzen, die hier zu vergleichen sind, von Fundplatz zu Fundplatz so sehr verschieden sind, daß man vergeblich nach Faktoren sucht, die für alle diese Fundplätze typisch sind. Damit soll aber die Möglichkeit nicht geleugnet werden, daß es Außenfaktoren geben könnte, welche die Entstehung der Parthenogenese auch begünstigen, nur kennen wir keine solche Faktoren. Die primären Ursachen der Umwandlung suchen wir, wie geschildert, in anderer Richtung.

2. Der Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese

Wir wissen noch nicht, warum *Triquetrella* von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese überging; auch können wir noch nicht sagen, was zytologisch dabei geschah, oder was heute noch geschieht, denn der Übergang ist ja noch nicht abgeschlossen. Wir kennen nur den Ablauf der Reifeteilungen bei der tetraploiden *Triquetrella* (SEILER 1923), wissen aber nicht, ob der Organismus auch hier aus einem R.K.K. hervorgeht. Weiter muß noch die genaue Chromosomenzahl ermittelt und der Geschlechtschromosomen-Mechanismus aufgeklärt werden, wenn das im Bereich des Möglichen liegt.

Erst wenn die skizzierten Untersuchungen gemacht sind, kann die Frage nach den Ursachen des Überganges von der Diploidie zur Tetraploidie von einer soliden Grundlage aus diskutiert werden. Dabei werden die folgenden faunistischen Tatsachen zu berücksichtigen sein: Wie unsere Ergebnisse zeigen (vgl. die Tafel IV), vollzieht sich der Übergang heute unter denkbar verschiedenen ökologischen Verhältnissen; er ist im Gang in der Gipfelregion des Chasseron (K₂₆), er vollzieht sich aber auch unter ganz anderen äußeren Bedingungen im Mittelland (K_{15, 16, 27, 174}) und wieder unter anderen in den Voralpen (K_{43, 80, 83, 125, 126?} 129, 180, 188, 242), und im Rheintal (K₃₃₀).

Für die Probleme, welche wir zu lösen haben, wäre viel gewonnen, wenn wir die Frage entscheiden könnten, in welcher Form *Triquetrella* in die Alpen einwanderte. Aus den Verhältnissen, die heute im Mittelland bestehen, könnte man vermuten, daß in den Alpen früher dieselbe Situation bestand, d. h., daß *Triquetrella* in der diploid parthenogenetischen Form einwanderte und daß diese dann zur Tetraploidie überging, wobei dieser Vorgang heute in den Alpen abgeschlossen ist und sich nun im schweizerischen Mittelland fortsetzt.

Wir zweifeln sehr an der Richtigkeit dieser Deutung und zwar aus folgenden Gründen:

1. Im Mittelland beginnt heute da und dort der Übergang und man dürfte erwarten, daß in den Alpen da oder dort wenigstens noch ein Reliktareal der diploid parth. Rasse vorhanden sein müßte. Das ist in den Zentralalpen aber bestimmt nicht der Fall und wahrscheinlich auch im vergletscherten Teil der Ostalpen nicht.

2. Wir nahmen für den Übergang bisexuell → diploid parth. an, daß er beim Rückzug der Gletscher in der Nähe der Nunatakker erfolgte oder auf denselben, gleich wie das heute auch noch geschieht. Nun argumentieren wir über die Umwandlung diploid parth. → tetraploid parth. im Prinzip gleich: Obwohl dieser Übergang im Mittelland heute da oder dort erfolgt, tritt doch eine Übergangszone auffällig in Erscheinung; sie liegt auf der Linie: Einmündung der Rhone in den Genfersee-Einmündung des Rheines in den Bodensee. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß das auch in der Zeit des Rückzuges der Gletscher die ungefähre Grenze zwischen diploid → tetraploid parth. war und daß also *Triquetrella* in der tetraploiden Form in die Alpen einwanderte.

3. Die Verhältnisse auf der Südabdachung der Zentralalpen und der Südostabdachung der Ostalpen sprechen im gleichen Sinne; hier scheint die diploide Phase aber von kurzer Dauer gewesen zu sein oder sie ist es heute noch. Daß die *Triquetrella*-Form, welche in die Alpentäler einwanderte, die tetraploide *Triquetrella* ist, ist hier fast sicher.

Das faunistische Tatsachenmaterial für den Übergang diploid→tetraploid parth. ist nun dargestellt. Wenn die heute noch fehlenden zytologischen Daten auch vorliegen, soll über die Frage diskutiert werden, welche Ursachen die Entstehung der Tetraploidie bewirkt haben mögen.

3. Warum eilt die Umwandlung in der Ostschweiz voraus?

Wir stellten erstens fest, daß die bisexuelle *Triquetrella* im östlichen Teil des Jurahöhenzuges fast ganz fehlt und nur die diploid parthenogenetische Form vorhanden ist (s. Karte), während im Westen neben der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* da und dort noch die bisexuelle Rasse vorhanden ist. Wir schlossen, daß im Osten die Umwandlung weiter gediehen ist, als im Westen.

Wir stellten zweitens fest, daß die Umwandlung des XY-Typus in den XO-Typus der Geschlechtschromosomen im Osten, jedenfalls in der Voralpenzone, soviel wie abgeschlossen ist, während die Umwandlung im Westen noch lange nicht so weit ist.

Und drittens machten wir darauf aufmerksam, daß im östlichen Mittelland so viele Fundplätze mit der tetraploid parthenogenetischen Form vorhanden sind, während diese im westlichen Mittelland (abgesehen von der Genfersee-Gegend) noch fast ganz fehlt.

Ob es eine gemeinsame Ursache für alle drei Erscheinungen gibt? Man wird sie in glaciologischen Vorgängen zu suchen haben. Das östliche Mittelland scheint in der Würmzeit, so wird der Tiergeograph vermuten, früher eisfrei geworden zu sein, als das westliche Mittelland, das dem Hochgebirge näher liegt. Dann hätten wir eine analoge Situation, wie zwischen der Nord- und der Südabdachung der Alpen. Hier erfolgte der Rückzug der Gletscher rascher, als im Norden, der heutige Zustand wurde früher erreicht und zur Umwandlung bisexuell→tetraploid, die im Süden fast restlos vollzogen ist, stand mehr Zeit zur Verfügung. Analog also im Mittelland, nur dürfte hier der zeitliche Unterschied zwischen Ost und West nicht so groß gewesen sein, wie zwischen Süden und Norden in unserem Vergleichsbeispiel. Deshalb ist auch das Umwandlungsresultat im Mittelland noch nicht bei der Endphase angelangt.

Wir bilden uns nicht ein, mit dieser simplen Formel eine erschöpfende Erklärung gegeben zu haben für Vorgänge, welche zweifellos komplexer Natur sind. Vor allem sei darauf hingewiesen, daß die Tatsache unerklärt bleibt, warum im östlichen Jura der XY-Typus noch vorherrscht. Außerdem ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß im östlichen Mittelland die tetraploide *Triquetrella* z. T. von Norden oder Nordosten eingewandert sein könnte; wenn wir das auch für sehr unwahrscheinlich halten.

Zusammenfassung

Die wesentlichen Befunde und Schlußfolgerungen können wie folgt zusammengefaßt werden:

1. Die Art der heutigen Verbreitung der drei Rassen von *Solenobia triquetrella* und das Auftreten der Parthenogenese sind Folgeerscheinungen der Vergletscherung.

2. Auf den massifs de réfuge, den Nunatakkern, überdauerte *Triquetrella* in der bisexuellen Form die Vergletscherung. Sie findet sich heute noch auf vielen Nunatakkern.

3. Das erste Land, das die Gletscher bei ihrem Rückzug freigaben, Jura, Mittelland und Voralpen, ist im wesentlichen von der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* bevölkert. Zuletzt wurden die Alpentäler frei. Diese haben ausschließlich die tetraploide Form. Es besteht also, wie erwartet, eine geographische Sukzession bisexuell→diploid parth.→tetraploid parth.

4. Durch den Rückzug der Gletscher und die damit verbundene Änderung der ökologischen Verhältnisse, wurde eine Migration ausgelöst; sie mag im wesentlichen richtungslos gewesen sein. Einem Teil der Tiere glückte der Anschluß an das alte „Gletschermilieu“; einem anderen Teil glückte er nicht, er blieb zurück und paßte sich dem neuen Milieu an. Und so auf allen Stationen des Gletscherrückzuges. *Triquetrella* folgte den sich zurückziehenden Gletschern direkt; das kann man an den heutigen Verhältnissen in Gletschernähe beweisen. Deshalb fand unser Objekt den Weg ins hinterste Alpental. So entstand die allgemeine Verbreitung, die *Triquetrella* heute hat.

5. Die auslösenden Faktoren für den Übergang bisexuell→diploid parth. suchen wir in der Besiedelungsdichte und der Tendenz zur Parthenogenese, welche die bisexuelle *Triquetrella* hat. Diese Tendenz ist wohl durch natürliche Selektion entstanden. Die bisexuelle Form wanderte dem zurückweichenden Gletscher nach, wobei das Neuland zunächst nur wenig dicht besiedelt war. Sinkt die Besiedelungsdichte aber unter ein bestimmtes Maß, dann bleiben bisexuelle Weibchen häufig unbegattet und versuchen, unbesamte Eier zu legen. Das gelingt ihnen ab und zu, und ab und zu entstehen aus unbesamten Eiern bisexueller Weibchen fertige Räupchen. So haben wir eine Situation, welche die Entstehung einer erblich fixierten Parthenogenese begünstigte.

6. Manche Nunatakker hatten Firnkappen oder kleine Eigenvergletscherungen. Als diese verschwanden, wanderte *Triquetrella* auch bergaufwärts und besiedelte die Gipfelregion. Das bedeutete aber eine Konzentration der Population auf einem engeren Raum; die Besiedelungsdichte blieb so groß genug, daß die bisexuelle Vermehrung bis heute auf vielen Nunatakkern sich fortsetzen konnte.

7. Über die auslösenden Ursachen für den Übergang diploid parth.→tetraploid parth. soll erst diskutiert werden, wenn noch ausstehende zytologische Ergänzungen über die tetraploide Form gemacht sind.

8. Auf der Südabdachung der Zentralalpen haben wir fast ausschließlich die tetraploide *Triquetrella*. In der Nunatakker-Region besteht aber noch ein kleines Reliktareal mit der bisexuellen Form und ein solches mit der diploid parthenogenetischen *Triquetrella*. Im Prinzip hatten wir im Süden wohl dieselben Verhältnisse, wie auf der Nordabdachung. Zum Unterschied zwischen Süd und Nord können wir nur sagen, daß im Süden die Gletscher rascher abschmolzen und die heutigen Verhältnisse früher erreicht wurden als am Nordhang. Ein Zeitfaktor ist also im Spiele.

9. In den Ostalpen haben wir im Prinzip dieselben Verhältnisse wie in den Zentralalpen; die ganz vergletscherten Teile scheinen ausschließlich die tetraploide *Triquetrella* zu haben; in der Zone der Nunatakker am Südostabhang, im Gebiet des Mur- und Draugletschers, haben wir auf den Nunatakkern und den Bergen mit Firnkappen oder Eigengletschern die bisexuelle *Triquetrella*. Da wir die diploid parthenogenetische Form nur ganz vereinzelt fanden, schließen wir, daß im Osten die diploide Phase nur von ganz kurzer Dauer war (vielleicht ent-

sprechend den Verhältnissen auf der Südabdachung der Schweizer Alpen). Es ist auch möglich, daß hier die tetraploide *Triquetrella* gelegentlich direkt aus der bisexuellen Form entstanden ist.

10. Für das Gebiet der nordischen Vereisung haben wir nur ein bescheidenes Material. Es scheint, daß dieses Gebiet ausschließlich die tetraploide *Triquetrella* hat.

11. Dasselbe gilt für das im wesentlichen unvergletscherte Gebiet zwischen der alpinen und der nordischen Vereisung. Hier aber haben wir noch zwei Fundplätze mit gemischten Populationen. Nürnberg hat die bisexuelle *Triquetrella* und daneben die tetraploide Rasse, Linz a. d. Donau hat alle drei Rassen nebeneinander, die bisexuelle dominiert.

12. An beiden Fundplätzen ist die Besiedelung heute noch dicht; wir verstehen deshalb, daß die bisexuelle Vermehrung beibehalten werden konnte, obwohl im Zwischengebiet sonst überall die Entwicklung bei der Tetraploidie angelangt ist.

13. Die Rückzugswege der Haupt- und Nebengletscher waren die einzigen Straßen, auf welchen *Triquetrella* in die Alpen einziehen konnte, denn die Nord-Südpäflücken und auch die Ostwestlücken waren noch vereist, als sich die Gletscher schon in die Haupttäler der Alpen zurückgezogen hatten.

Literatur

CARSON, H. L., M. WHEELER and W. B. HEED: A parthenogenetic strain of *Drosophila mangabeirai* M. Genetics of Drosoph. No 5721, XI, 1957.

FREI, R.: Über die Ausbreitung der Diluvialgletscher in der Schweiz. In Beiträge zur Geologischen Karte der Schweiz. Neue Folge, XLI. Liefg, 1912.

HARTMANN, A. Die Kleinschmetterlinge des europäischen Faunengebietes. München 1871.

HEIM, A. Geologie der Schweiz, 2. Bd. Leipzig: Tauchnitzverlag 1919.

HOFMANN, O.: Über die Naturgeschichte der Psychiden. Diss. Erlangen 1859. S. 1—54.

HOLDHAUS, K.: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. zool. bot. Ges. Wien 18, 1—493 (1954).

JANETSCHEK, H.: Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere. (Ein Beitrag zur Geschichte der Nivalfauna). Öst. zool. Z. 6, 421—506 (1956).

KASSER, P.: Der Einfluß von Gletscherrückgang und Gletschervorstoß auf den Wasserhaushalt. Z. Wasser- u. Energiewirtsch. 1959, 1—15.

KLEBELSBERG, R. v.: Handbuch der Gletscherkunde und Glacialgeologie, Bd. 2. Wien: Springer 1949.

MATTHEY, R.: La polyploidie animale naturelle. Proc. 9th Intern. Congr. Genet. 1, 302—306 (1954).

MURDY, W. H., and H. L. CARSON: Parthenogenesis in *Drosophila mangabeirai* M. Amer. Naturalist 93, No 873, 355—363 (1959).

PENK, A., u. E. BRÜCKNER: Die Alpen im Eiszeitalter. 3. Bd. Leipzig: Tauchnitzverlag 1909.

SEILER, J.: Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei *Talaeporia tubulosa*. R. Arch. Zellforsch. 15, 249—268 (1920).

— Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 31, 1—96 (1923).

— Ergebnisse aus der Kreuzung einer diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella* mit Männchen einer bisexuellen Rasse. Rev. suisse Zool. 45, 405—412 (1938).

— Über den Ursprung der Parthenogenese und Polyploidie bei Schmetterlingen. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. 17, 513—528 (1942).

— Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von *Solenobia triquetrella* (Psychid.) in der Schweiz. Rev. suisse Zool. 53, 529—533 (1946).

— Die Zytologie und Geschlechtsbestimmung der diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. 28, 40—47 (1953).

SEILER, J.: Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von *Solenobia triquetrella* F.R. (Lepid. Psychid.). Deutung des Intersexualitätsphänomens. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **150**, 199—372 (1958).

- Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F.R. (Lepid. Psychid.). I. Mitt. Die Zytologie der bisexuellen *Solenobia triquetrella*, ihr Verhalten und ihr Sexualverhältnis. Chromosoma (Berl.) **10**, 73—114 (1959).
- II. Mitteilung: Analyse der diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*. Verhalten, Aufzuchtrezultate und Zytologie. Chromosoma (Berl.) **11**, 29—102 (1960).
- , u. O. PUCHTA: Die Fortpflanzungsbiologie der Solenobien (Lepid. Psychid.). Verhalten bei Artkreuzungen und F_1 -Resultate. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **149**, 115—246 (1956).

SUOMALAINEN, E.: Parthenogenesis in Animals. Advanc. Genet. **3**, 193—253 (1950).

- On Polyploidy in Animals. S.-B. finn. Akad. **1958**, 105—119.

SPRACKLING-SANGER, E.: The chromosome complement of the developing eggs produced by *Drosophila parthenogenetica Stalker* virgin females. Genetics **45**, 243—256 (1960).

STALKER, H. D.: Parthenogenesis in *Drosophila*. Genetics **39**, 4—34 (1954).

SWANSON, C. P., u. G. RÖBBELEN: Cytology and Cytogenetics. Amerikanische Ausgabe 1957, deutsche Übersetzung 1960.

TUTT, J. W.: British Lepidoptera, vol. 2. London: Swan Sonnenschein & Co. 1900.

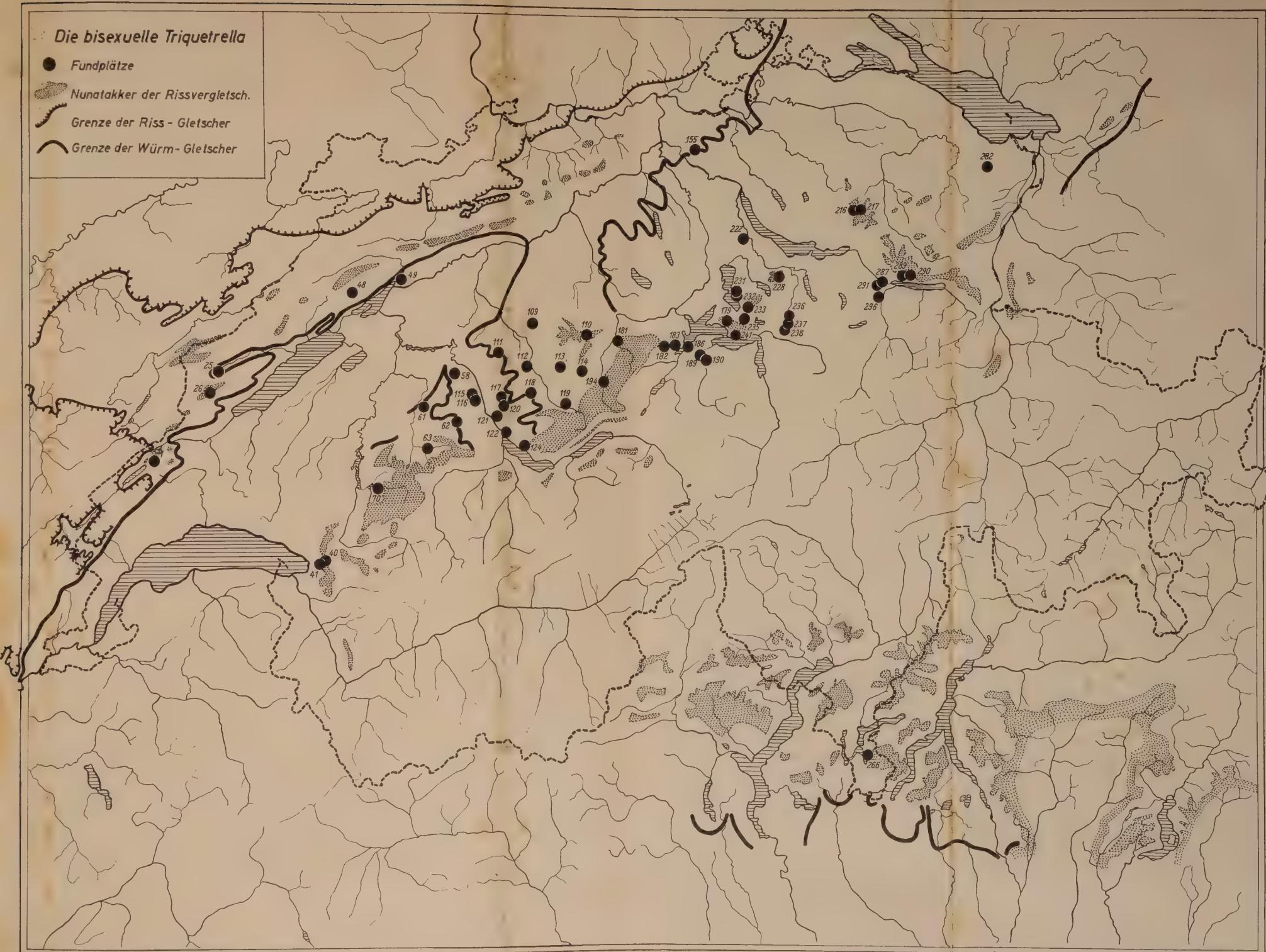
VANDEL, A.: La Parthénogénèse, p. 412. Paris: Doin & Cie. 1931.

- La parthénogénèse géographique. IV. Polyploidie et distribution géographique. Bull. biol. France Belg. **74**, 94—100 (1940).
- Le rôle de la polyploidie dans le règne animal. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. **21**, 397—410 (1946).

WHITE, W. J.: Animal cytology and evolution, second edit., p. 1—454. Cambridge: Cambridge University Press 1954.

WOLDSTEDT, P.: Das Eiszeitalter, 2. Aufl., Bd. 2. 1954, 1956.

Prof. Dr. J. SEILER,
Zoologisches Laboratorium der E.T.H.,
Zürich, Tannenstr. 11



6

62

63
64

65

66
67

Die diploid part. Triquetrella

◎ = XY ◎ = XO ◎ = XO u. XY

Nunatak der Rissvergletsch.

Grenze der Riss-Gletscher

Grenze der Würm-Gletscher

